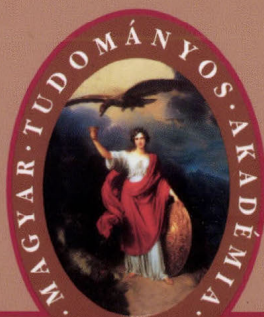


AKADÉMIAI MŰHELY

SZÉKFOGLALÓK

2001

ÉLETTUDOMÁNYOK



1825

SZÉKFOGLALÓK
A MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
2001
Élettudományok

AKADÉMIAI MŰHELY
Székfoglalók a Magyar Tudományos Akadémián

SZÉKFOGLALÓK
2001
ÉLETTUDOMÁNYOK

MAGYAR TUDOMÁNYOS AKADÉMIA
BUDAPEST • 2006

Főszerkesztő
VIZI E. SZILVESZTER

Olvasószerkesztő
BERTÓK KRISZTINA

ISBN 963 508 512 5
ISSN 1585-0358

Kiadja
a Magyar Tudományos Akadémia
Felelős kiadó: Vizi E. Szilveszter
Nyomdai munkálatok: AKAPRINT NYOMDAIPARI KFT.
Felelős vezető: Freier László ügyvezető igazgató
Készült 51,12 A/5 ív terjedelemben 300 példányban

Tartalom

IV. AGRÁRTUDOMÁNYOK OSZTÁLYA

BALÁZS ERVIN

Növényi vírusok, vírusgének, betegségtünetek 9

JEAN BOYAZOGLU

The European Association for Animal Production:
A world-wide Leader in Livestock Science and Technology
at the crossroads 25

HARNOS ZSOLT

Mezőgazdasági rendszerek modellezésének néhány problémája 57

HORNOK LÁSZLÓ

A biológiai sokszínűség fenntartásának különleges módjai
a *Fusarium* nemzetségben 83

HORVÁTH JÓZSEF

A solanum-gécenctrumok gazda-vírus kapcsolatai:
rezisztenciavizsgálatok *ex situ* 97

NÉMETH TAMÁS

Nitrogén a talaj-növény rendszerben 155

SCHMIDT JÁNOS

A szarvasmarhák energia-, fehérje- és aminosav-ellátásának javítása . . 177

VARGA JÁNOS

Campylobacter fajok okozta fertőzések a háziállatokban
és az emberben 187

V. ORVOSI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYA

SÓTONYI PÉTER

A szívglikozidhatás összehasonlító morfológiája 201

VÉCSEI LÁSZLÓ

Endogén neuroprotekcio neurológiai kórképekben és kísérletes
modelljeikben 217

VIII. BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK OSZTÁLYA

BÍRÓ PÉTER

A Balaton halállományának anyagforgalmi szerepe
és hosszú távú változásai 241

BODIS-WOLLNER IVÁN

Vision and Saccadic Eye Movements. Szakkadikus szemmozgás
és a látás 287

BORHIDI ATTILA

Magyarország növényföldrajza új megvilágításban 299

CSÁNYI VILMOS

Az ember és a kutya viselkedési analógiái 327

FALUS ANDRÁS

Hisztamin, a metabolom része 379

GRÁF LÁSZLÓ

40 év nemzeti kutatás: az endorfinoktól az agyi tripszinig 385

OROSZ LÁSZLÓ

Géntérképektől génekig, génektől genetikai útvonalakhoz
és iskolákhoz 407

PÓCS TAMÁS

A kryptobiotikus kéreg és szerepe a szárazföldi ökoszisztémákban . . . 439

SZABÓ ISTVÁN MIHÁLY

A bioszféra mikrobiológiája. A mikroorganizmusok részvétele
a bioszféra négy milliárd éves evolúciójában 479

SZIKURA JÓZSEF

A növényhonosítás jelentősége a múltban, napjainkban és a jövőben . . 505

AGRÁRTUDOMÁNYOK
OSZTÁLYA

Balázs Ervin

AZ MTA RENDES TAGJA

NÖVÉNYI VÍRUSOK, VÍRUS- GÉNEK, BETEGSÉGTÜNETEK

Elhangzott 2002. április 4-én

A Magyar Tudományos Akadémia méltán várja el tagjaitól, hogy tudományos tevékenységükkel egy időben aktívan vegyenek részt a tudománypolitika formálásában. A demokratikus fordulat évében pályázati úton nyertem el a gödöllői Mezőgazdasági Biotechnológiai Kutatóközpont alapító főigazgatói pozícióját, melyet tíz éven át töltöttem be. Nagyon keveseknek adatik meg az, hogy egy kutatóintézet alapításában a kezdetektől részt vegyenek. Sajnálatos módon ennek a korszerű és modern kutatóközpontnak az elindítása egybeesett a hazai kutatásfejlesztés finanszírozásának összeomlásával, így nemcsak a tudományos koncepció kidolgozása, hanem az intézet gazdasági hátterének biztosítása is a feladatommá vált, sőt munkám nagy része a kezdetekben erre kellett hogy összpontosuljon. Azt, hogy az MBK mit ért el az első tíz évben, nem az én feladatom elbírálni, megteszi és megtette mind a hazai, mind a nemzetközi tudományos közvélemény, többek között azzal is, hogy az MBK-t az UNESCO növény-biotechnológiai továbbképzési központjává avatta.

Az intézet indításával egybeesett a hazai géntechnológia szabályozásának igénye, s mivel kezdettől fogva részt vettem e terület nemzetközi szabályozásának kidolgozásában, bekapcsolódtam a törvény-előkészítő munkafolyamatba. A nemzetközi szabályozás ismerete nagy segítséget adott a hazai munkához, melynek mérföldkövei voltak a strasbourg-i Európa Tanács

munkacsoportjában való részvétel (*Working group on the potential long-term ecological impacts of the release of genetically modified organisms 1990–1993*); melyet az Egyesült Nemzetek Környezet és Fejlődés Konferenciájának dokumentumkidolgozása követett (*UNCED AGENDA 21, Chapter 16 Biotechnology 1992*). Az Egyesült Nemzetek Környezeti Programjának felkérésére vettem részt a géntechnológia nemzetközi szabályozásának harmonizációjában (*International Technical Guidelines for Safety in Biotechnology 1995*), majd a Biodiverzitási Egyezmény keretében készült és a ma már végső szövegezésében elfogadott *Cartagénai Biosafety Protocol* kidolgozásában is. Az igen aktív, nemzetközi szabályozásban való részvétel gyakorlata segítséget nyújtott, hogy a hazai jogalkotásba bekapcsolódva szorgalmazzam a géntechnológiai törvény és annak végrehajtási utasításának mielőbbi létrejöttét. Ennek a szakértői munkának eredményeképp megszületett a XXVII/1998. évi törvény a géntechnológiai tevékenységről, majd annak végrehajtási utasítása [(1/1999.(1.14.) FVM-rendelet)]. E rövid, tudománypolitikai tevékenységemet bemutató bevezető után az alábbiakban foglalnám össze kutatási eredményeimet, szigorúan a levelező taggá választásom után eltelt időszakot jellemző és jelentősebb munkáim alapján. Ezen eredményeim abból a műhelyből származnak, melyet fiatal doktoranduszaimmal közösen értünk el.

A növényi vírusok, vírusgének, betegségtünetek

Munkatársaimmal alapvetően olyan fontos gazdasági károkat okozó víruscsalád tagjaival foglalkozunk, mint például a Bromoviridae családba tartozó, igen széles gazdanövénykörrel rendelkező uborka-mozaikvírus (Cucumber Mosaic Virus CMV) és a paradicsom-magtalanságvírus (Tomato Aspermy Virus, TAV). Az uborka-mozaikvírus bár elsősorban a zöldségnövények jelentős kórokozója, képes más gazdanövényen is jelentős károkat okozni, mint például a banánon vagy a kukoricán és a rizsen, de a dísnövénytermesztés egyik közellenségének is tekinthetjük. Az uborka-mozaikvírust szerológiaiilag két csoportba soroljuk. A CMV virion ikozahedrális mintegy 20 nm átmérőjű részecske, mely a vírus genetikai információját három genomi RNS-ben tartalmazza. A vírusnak ezenkívül két szubgenomi RNS-e ismert: egyikük a köpenyfehérje-gént kódoló hírvivő RNS, míg a másikuk az úgynevezett 2b fehérjét kódolja, mely a gécnsendesítés gátlásában vesz részt. A víruseredetű 1 RNS egy metiltranszferáz- és helikázaktivással rendelkező fehérjét, a 2 RNS egy a replikációban szintén részt vevő

fehérjét, valamint az említett 2b fehérje információját is tartalmazza, míg a 3 RNS két fehérje információját hordozza, a vírus sejtről sejtre terjedését biztosító fehérjét, valamint a köpenyfehérje génjét. A vírus minden egyes RNS-éből fertőzőképes transzkriptum állítható elő, és a vírussajton belül ezek egymással kicserélhetők, úgy, hogy az új kombináció „életképes”. Ez a jelenség teszi lehetővé, hogy a vírusok egyes génjeinek funkciója tanulmányozható lehessen. Joggal vethettük fel annak a kérdését, vajon az egy vírusszaládba tartozó két vírus 3 RNS-e egymással kicserélhető-e. Ennek tanulmányozására mind a CMV R törzsének, mind pedig a TAV P törzsének mindegyik genomi RNS-ének fertőzőképes klónjait állítottuk elő. Kísérletesen bizonyítottuk, hogy a két vírus RNS-ei egymással kicserélhetők, melynek eredményeképp a rekombinánsok „életképesek”. A két vírus 3 RNS-ének további molekuláris átalakításával RNS-kimérákat állítottunk elő, kicserélve a két RNS-köpenyfehérje génjeit. Ennek eredményeképp előállítottunk két olyan konstrukciót, mely szintén fertőzőképesnek bizonyult. A CMV R törzse *Nicotiana glutinosa* növényen a mozaiktünetek mellett erős törpülést indukál, míg a paradicsom-magtalanságvírus csak enyhe mozaiktünetet okoz. A kiméra RNS-ekkel bizonyítást nyert, hogy a növény törpülésének kialakulásában alapvető szerepe van a köpenyfehérjének, míg az is bizonyítást nyert, hogy a cucumovírusok sejtről sejtre való terjedésében a köpenyfehérjének specifikus kölcsönhatásban kell lennie egyéb vírus- és gazdanövény-eredetű fehérjékkel.

E jelenség további vizsgálatát már két uborka-mozaikvírus-törzs génjeinek tanulmányozásával végeztük el. E kérdés tisztázása érdekében az előbbiekben leírt R törzset a hazai flórából izolált Trk7 törzs klónozott RNS-eivel együtt tanulmányoztuk. Ebben az esetben a Trk7 CMV törzs, mely csak enyhe mozaiktüneteket okoz a *Nicotiana glutinosa* növényeken, ellentétben az R CMV törzsszel, ideális kísérleti elrendezést adott a tünet kialakulásának tanulmányozására. A 3 RNS szekvenciaanalízise a köpenyfehérjét tekintve öt olyan aminosav-különbségre hívta fel a figyelmet, amely felelős lehet az adott törpülési tünet kialakításában. Restrikciós enzimekkel végzett kísérletekkel, majd később irányított mutagenezissel bizonyítottuk azt, hogy a törpülésszindróma kialakulása a köpenyfehérjében 193. pozíciójában elhelyezkedő aminosavra vezethető vissza. Ennek az adott helyen lévő aszparaginnak a kicserélése más aminosavra jelentős szerepet játszott a tünetindukcióban. A vírusszaporodás kinetikájának tanulmányozása azonban arra is utal, hogy más vírus- és gazdanövényfaktoroknak is szerepe van a tünet kialakulásában.

Az uborka-mozaikvírus egyes törzseinek betegségtünet kialakításában játszott szerepét egy különleges CMV törzzsel is tanulmányoztuk, mely törzset Robert Fulton izolálta még az 1950-es évek elején. Ez az egyedi vírustörzs lokális nekrotikus reakciót indukál a fertőzött levélen, mely később szisztemizálódik, elsősorban *Nicotiana* fajokon. Reasszortáns vírus-kombinációkkal ezt az egyedi tulajdonságot indukáló képességet az 1 RNS-re vezettük vissza. Az adott vírustörzs elsődleges szerkezetének meghatározása és az azt követő szekvenciaanalízis alapján bizonyítást nyert, hogy a fehérje 461. pozíciójában lévő aminosav alapvető szerepet játszik a lokális lézió kialakulásában. A fentiekben említett molekuláris adatok tisztázása nagymértékben járul hozzá a növényi vírusok indukálta betegségtünet kialakulásának megértéséhez.

Az előzőekben azon molekuláris adatokat ismertettük, melyek esetében a vírusok genetikai állományáról képződő fehérjetermékeknek van elsődleges szerepe a növényi betegségtünet kialakulásában. Ismert azonban, hogy a vírusoktól egyszerűbb kórokozók a viroidok, melyek csak ribonukleinsavból állnak, szintén igen jó modellként szolgálnak a patogenitás és a növényi betegségtünet kialakulásának tanulmányozására. Az elmúlt évtizedben spanyol és olasz kutatócsoportok leírták, hogy a szegfű törpülése egy kis molekulásúlyú, cirkuláris RNS-hez köthető. Közel hasonló betegségtünetet figyeltek meg az Óbuda Kertészet üvegházaiban, amikor a szegfű-anyatövek hajtásproliferációjáról számoltak be. Vizsgálataink bizonyították, hogy az adott hajtásburjánzás során ugyanaz a kis molekulásúlyú, cirkuláris RNS mutatható ki a növényekben. Ezen kis RNS, ellentétben a viroidokkal, azonban nem kizárólagosan RNS formában található meg, hanem ismert a DNS formája, így ezt a potenciális kórokozó ágenst pararetroviroidnak tekinthetjük. Vizsgálatainkat arra koncentráltuk, hogy magyarázatot kapjunk ezen új és a hajtásproliferációhoz kapcsolható nukleinsav eredetére. Vizsgálatainkat nagymértékben megnehezíti, hogy az adott ágens mindössze 270 nukleotidból áll, így nehezen mutatható ki esetleges jelenléte a növény genetikai állományában. Eddigi adataink szerint azonban bizonyosnak tűnik, hogy az említett igen nagyfokú másodlagos struktúrával rendelkező molekula részei megtalálhatók a termesztett szegfű genomjában. Munkánkat az is nehezíti, hogy a szegfű poliploid növény, és genetikája kevésbé ismert, legalábbis előállítói fajtavédelmi okokból elzárkóznak annak ismertetésétől. Mivel a hajtásproliferáció megnyilvánulása csak bizonyos környezeti hatásokra figyelhető meg, és a kis molekulatömegű RNS mechanikailag nem vihető át, a betegségtünet kialakulása nagymértékben a gazdanövény genetikai válaszreakciójától függ.

Eredményeinkből azonban feltételezhető, hogy egy kórokozó ágens „keletkezésének” lehetünk a szemtanúi.

A fenti néhány kiragadott példával azt kívántam szemléltetni, hogy a növényi vírusok, vírusgének milyen jelentős szerepet játszanak a növényi betegségtünetek kialakításában. E kutatási irányzat, melynek kutatócsoportom egyik nemzetközileg meghatározó részévé vált, az elmúlt évtizedben indult útjára.

A fenti témakörhöz kapcsolódó, általam konzulensként irányított kandidátusi, egyetemi doktori, illetve PhD-értekezések:

- 1993: Vera Thole: A magyarországi flórából származó burgonya Y vírus teljes genomjának molekuláris klónozása, nukleotid sorrendjének meghatározása és mesterséges vírus rezisztencia kialakítása
- 1994: Kollár Ágnes: Burgonya Y vírus ellenállóság kialakítása
- 1995: Toldi Ottó: Organogenezis indukciója cukorrépa- (*Beta vulgaris* L.) szerv- és szövetpreparátumokon
- 1996: Palkovics László: A szilva himlővírus molekuláris klónozása, új diagnosztikai módszer kifejlesztése és transzgénikus vírusrezisztens növények előállítása
- 1998: Salánki Katalin: Pszeudorekombináns és rekombináns cucumovírusok biológiai tulajdonságainak vizsgálata, a P-TAV és Trk-CMV hármas RNS-ének molekuláris jellemzése
- 1999: Wittner Anita: Kísérletek vírusrezisztens növényvonalak létrehozására
- 2000: Szilassy Dénes: A cucumovírusok genomanalízise és a köpenyfehérje funkcionális vizsgálata

A levelező taggá választásom óta végzett tudományos tevékenységemet bemutató publikációs lista: (1995–)

Idegen nyelvű publikációk:

- Palkovics, L., Wittner, A. and Balázs, E. (1995): Pathogen-derived resistance induced by integrated plum pox virus coat protein gene into plants of *Nicotiana benthamiana*. *Acta Horticulturae*, 386, 311–317.
- Jenes, B., Bittencourt, P. A. L., Csányi, Á., Pauk, J., Nagy, I., Toldi, O. and Balázs, E. (1996): The GENEBOOSTER – a new microparticle bombardment device – for genetic transformation of plants. *Plant Tissue Culture and Biotechnology*, 2, 42–51.

- Palkovics, L. and Balázs, E. (1996): Simple one step detection of carnation etched ring virus by polymerase chain reaction. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 31, (3–4), 161–168.
- Toldi, O., Gyulai, G., Kiss, J., Tamás, A. I. and Balázs, E. (1996): Antiauxin enhanced microshoot initiation and plant regeneration from epicotyl originated thin-layer explants of sugarbeet (*Beta vulgaris* L.). *Plant Cell Reports*, 15, 851–854.
- Jenes, B., Toldi, O., Bittencourt, P. A. L., Nagy, I., Csányi, Á. and Balázs, E. (1997): The GENEBOOSTER™ – designed and developed by Agricultural Biotechnology Center, Gödöllő. *Hungarian Agricultural Research*, 6, 14–17.
- Salánki, K., Carrère, I., Jacquemond, M., Balázs, E. and Tepfer, M. (1997): Biological properties of pseudorecombinant and recombinant strains created with cucumber mosaic virus and tomato aspermy virus. *Journal of Virology*, 71 (5), 3597–3602.
- Jacquemond, M., Salánki, K., Carrère, I., Balázs, E. and Tepfer, M. (1997): Behavior of cucumovirus pseudorecombinant and recombinant strains in solanaceous hosts. In *Virus-resistant Transgenic Plants: Potential Ecological Impact*. (ed.: Tepfer, M. and Balázs, E.), 52–65.
- Tepfer, M. and Balázs, E. (1997): *Virus-resistant transgenic plants: potential ecological impact*. Springer-INRA, 1–126.
- Balázs, E. and Dudits, D. (1997): Hungarian kaleidoscope in plant molecular biology and biotechnology. *Plant Molecular Biology Reporter*, 15, 398–406.
- Ott, P., Szabó, L., Bozsó, Z., Klement, Z. and Balázs, E. (1997): Submicroscopical evidence of bacterially induced resistance in tobacco leaves. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 32 (3–4).
- Wittner, A., Palkovics, L. and Balázs, E. (1998): *Nicotiana benthamiana* plants transformed with the plum pox virus helicase gene are resistant to virus infection. *Virus Research*, 53, 97–103.
- Horváth, J., Gáborjányi, R. and Balázs, E. (1998): Current plant virus research in Hungary. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 33 (1–2), 3–19.
- Szász, A., Szilassy, D., Salánki, K., Fári, M. and Balázs, E. (1998): A simple and efficient method for the transformation of eggplant (*Solanum melongena* L.). *Acta Agronomica Hungarica*, 46 (3), 201–207.
- Balázs, E. (1998): Research challenges and needs for safe use of transgenic organisms. *Introduction Phytoprotection* 79. (Suppl.) 103–106.
- Farkas, E., Palkovics, L., Mikulás, J. and Balázs, E. (1999): High incidence of hop stunt Viroid in Hungarian grapevines. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 34 (1–2), 7–11.
- Szilassy, D., Salánki, K. and Balázs, E. (1999): Molecular evidence for the existence of two distinct subgroups in cucumber mosaic cucumovirus. *Virus Genes*, 18, 121–127.
- Csányi, M., Wittner, A., Nagy, Á., Balla, I., Vértessy, J., Palkovics, L. and Balázs, E. (1999): Tissue culture of stone fruit plants basis for their genetic engineering. *J. Plant Biotechnology*, 1 (2), 91–95.

- Szilassy, D., Salánki, K. and Balázs, E. (1999): Stunting symptom of cucumber mosaic cucumovirus infected *Nicotiana glutinosa* L. is determined by a single amino acid residue in the coat protein. *Molecular Plant Microbe Interaction*, 12, 1105–1113.
- Tóbiás I., Tzekova, L., Palkovics, L. and Balázs, E. (1999): Comparison of N terminal region of coat protein in zucchini yellow mosaic potyvirus isolates. *Acta Phytopathologica et Entomologica*, 34, 277–281.
- Mihálka, V., Fári, M., Szász, A., Balázs, E. and Nagy, I. (2000): Optimised Protocols for Efficient Plant Regeneration and Gene Transfer in Pepper (*Capsicum annum* L.). *Journal of Plant Biotechnology*, 2, 143–149.
- Teycheney, P. Y. Aziz, R., Dinant, S., Salánki, K., Tourneur, C., Balázs, E., Jacquemond, M. and Tepfer, M. (2000): Synthesis of (–) strand RNA from the 3' untranslated region of plant virus genomes expressed in transgenic plants upon infection with related viruses. *J. Gen. Virol.*, 81, 1121–1126.
- Balázs, E., Galante, E., Lynch, J. M., Schepers, J. S. Toutant, J. P. Werner, D., Werry, P. A. Th. J. (eds.) (2000): *Biological Resource Management – Connecting Science and Policy*. INRA-SPRINGER, 1–319.
- Barna-Vetró, I., Balázs, E. and Solti, L. (2000): Immunodiagnostics for food and feed safety. *American Laboratory News*, 32 (17), 64–66.
- Toutant, J. P. and Balázs, E. (2001): *Molecular farming*. INRA-Edition Science up date, 1–323.
- Hegedűs, K., Palkovics, L., Tóth E. K., Dallmann, G. and Balázs, E. (2001): The DNA form of a retroviroid-like element characterised in cultivated carnation species. *J. Gen. Virol.*, 82, 687–691.
- Tóbiás, I., Palkovics, L., Tzekova, L. and Balázs, E. (2001): Replacement of the coat protein gene of plum pox potyvirus with that of zucchini yellow mosaic potyvirus. *Virus Research*, 76, 9–16.
- Teycheney, P. Y., Aziz, R., Salánki, K., Balázs, E., Jacquemond, M. and Tepfer, M. (2001): *Potential risks associated with recombination in transgenic plants expressing cucumber mosaic virus sequences*. Biosafety Issues with Viral Sequences in GMOs, 97–104.
- Huppert, E., Szilassy, D., Salánki, K., Divéki, Z. and Balázs, E. (2002): Heterologous movement protein highly determinates the infection phenotype of cucumber mosaic virus. *J. Virol.*, 76, 3554–3557.
- Divéki, Z., Salánki, K., Balázs, E. (2002): Limited utility of blue fluorescent protein (BFP) in plant virology. *Biochimie*. (accepted)
- Józsa, R., Stasevski, Z., Wolf, I., Horváth, S. and Balázs, E. (2002): Potato virus Y coat protein gene induced resistance in valuable potato cultivars. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 37, 1–7.
- Józsa, R., Stasevski, Z. and Balázs, E. (2002): High level of field resistance of transgenic tobaccos induced by integrated potato virus Y coat protein gene. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 37, 311–316.

Idegen nyelvű tudománypolitikai és népszerűsítő közlemények:

- Balázs, E. (1995): *State of art in biosafety in Central and Eastern Europe. Central and Eastern European Conference for Regional and International Cooperation of Safety in Biotechnology.* Keszthely, September 4–6.
- Balázs, E. (1996): *Regulation on the deliberate releases in GMOs in Central and Eastern European Countries. Transboundary Movement of Living Modified Organisms Resulting from Modern Biotechnology: Issues and Opportunities for Policy Makers.* Aarhus, Denmark, July 19–20.
- Balázs, E. (1996): *Towards on establishing safety regulation in Hungary. 2nd International Conference in Safety in Biotechnology.* Smolenice, October 16–18.
- Balázs, E. (1996): *Towards for regulation of the deliberate releases and contained use of GMOs. UNEP Workshop on Biosafety.* Buenos Aires, Oct. 31.–Nov. 01.
- Balázs, E. (1997): *Slow but definitive progress in the field of regulation of contained used and deliberate releases of GMOs in Hungary.* Budapest, August, 22–23.
- Balázs, E. (1997): *Regulatory framework on biotechnology in Europe: Similarities and differences. II. Encontro Brasileiro de Biotecnologia Vegetal, REDBIO Sub-regiao, Gramado, Brasil, November 24–28.*
- Balázs, E. (1998): *Biotechnology as a promising area of bilateral cooperation. Hungarian Scientific Day.* Helsinki, January 23.
- Balázs, E. (1998): *The Launch of a Nationwide Project: Hungarian Biosafety Framework. Hungarian Agricultural Research, 2, 27.*
- Balázs, E. (1998): *Janus face of biotechnology and biosafety in Central and Eastern European Countries. 5th International Symposium: The Biosafety Results of Field Tests of Genetically Modified Plants and Microorganisms* Braunschweig, 6–10 September
- Balázs, E. (1998): *Capacity building in Central and Eastern European Countries through the BETCEN activities. UNESCO-BETCEN-MIRCEN Scientific Symposium, Pretoria, 23–24 March.*
- Balázs, E. (1998): *Incidents which may give rise to liability and compensation in the field of biosafety. Workshop on Liability and Redress Issues Arising in Relation to the Draft Biosafety Protocol.* London, 30. June – 2. July
- Balázs, E. (1998): *The Hungarian Genetechnology Act. Monsanto CE-CIS-ME-NA/ESCA WRA Conference, Budapest, June 24–26.*
- Balázs, E. (1998): *Plant Biotechnological Research in Hungary. International Seminar for Central and Eastern Europe CPRO-DLO Wageningen, April 16–17.*
- Balázs, E. (1999): *The Benefits of Biotechnology for Countries with Economic Transition as a Global Perspective. UNESCO Forum on Science for the XXth century, Genoa, March 22–23.*
- Balázs, E. (1999): *New developments in genetechnology, curricular and ethical aspects 3rd Congress of the European Association of University Departments and Faculties of Biology EURO BIO. Budapest, June 3–5.*

- Balázs, E. (1999): *The potentials of transgenic in the sustainable agriculture*. International Workshop and Training Course on Microalgal Biology and Biotechnology UNESCO/ICRO Mosonmagyaróvár, June 13–26.
- Balázs, E. (1999): *Biofuture en Hongrie*. Journée de la Recherche et de la Technologie Hongroise Lundi 11 Octobre, Paris, France
- Balázs, E. (2000): Reach the unreached, UNESCO programme on developing biotechnology around the World. In *Vitro Plant Cellular and Developmental Biology*, 36, (2) 137–139.
- Balázs, E. (2000): Agricultural Biotechnology Center for Improved Agriculture – The first decade of the ABC – Part I. *Hungarian Agricultural Research*, March 4–7.
- Balázs, E. (2000): Agricultural Biotechnology Center for Improved Agriculture – The first decade of the ABC – Part II. *Hungarian Agricultural Research*, June 14–7.
- Bösze, Zs. and Balázs, E. (2001): Molecular Farming – *OECD workshop Transgenic Research*, 9, 487–488.
- Balázs, E. (2001): Gold of Hungária, a R&D Project in the Széchenyi Plan. *Hungarian Agricultural Research*, 10, 2.

Idegen nyelvű előadások és poszterek:

- Salánki, K., Carrère, I., Jacquemond, M., Balázs, E. and Tepfer, M. (1995): Influence of the 3A protein and the coat protein of cucumoviruses on virus movement and symptom expression. *Cinquiem recontres de virologie vegetale. Aussois, Janvier*, 23–27.
- Balázs, E. (1995): Molecular breeding for virus resistance in pepper. IX. *EUCARPIA Meeting on Genetics and Breeding on Capsicum and Eggplant*. Budapest, August 21–25.
- Balázs, E. (1995): Tissue culture techniques for the 21st century. Tissue Culture Research in the Agricultural Biotechnology Center. *Haberlandt Commemorative Conference on Plant In Vitro Culture*. Mosonmagyaróvár, September 1–3.
- Nagy, I., Balázs, E. and Grimsley, M. (1995): Development of new hypervariable molecular markers for the mapping of disease resistance genes in tomato and potato. *ARAPENET IV-HCM Resistance Genes Workshop*, Madrid, May 20–24.
- Jenes, B., Bittencourt, P. A. L., Csányi, Á., Pauk, J., Nagy, I., Toldi, O. and Balázs, E. (1995): The GENEBOOSTER for high transformation frequency in monocot crop plants. *Haberlandt Commemorative Conference on Plant In Vitro Culture*. Mosonmagyaróvár, September 1–3.
- Salánki, K., Carrère, I., Jacquemond, M., Balázs, E. and Tepfer, M. (1996): The biological properties of recombinant CMV strains relevant to the biosafety of transgenic virus-resistant plant. 4th *International Symposium on the Biosafety Results of Field Test of Genetically Modified Plants and Microorganisms*. Tokyo, July 16–19.
- Palkovics, L. and Balázs, E. (1996): Rapid and large scale screening of carnation etched ring virus by polymerase chain reaction. *Xth International Congress of Virology*. Jerusalem, Israel, August 11–16.

- Wittner, A., Palkovics, L. and Balázs, E. (1996): Cloning and integration of PPV CI gene into higher plants. *Xth International Congress of Virology*. Jerusalem, Israel, August 11–16.
- Salánki, K., Carrère, I., Jacquemond, M., Tepfer, M. and Balázs, E. (1996): Host range and symptom determinants of cucumber mosaic virus and tomato aspermy virus. *Xth International Congress of Virology*. Jerusalem, Israel, August 11–16.
- Balázs, E. (1996): Safety in biotechnology. *International Training Course in Plant Biotechnology*. Roodeplaat, Pretoria, Aug. 26.–Sept. 06.
- Balázs, E. (1996): Strategies for engineering virus resistance. *International Training Course in Plant Biotechnology*. Roodeplaat, Pretoria, Aug. 26.–Sept. 06.
- Balázs, E. (1996): Plant transformation techniques. *International Training Course in Plant Biotechnology*. Roodeplaat, Pretoria, Aug. 26.–Sept. 06.
- Jacquemond, M., Salánki, K., Balázs, E. and Tepfer, M. (1997): Behaviour of cucumovirus recombinant strains in some Solanaceous hosts. *OECD Workshop*, Gödöllő, April 24–26.
- Horváth, J., Balázs, E. and Gáborjányi, R. (1997): Current plant virus research in Hungary. *Proceedings of Abstracts of the Papers of the 6th Congress of Croatian Biologists*. Opatija, September 22–26.
- Aaziz, R., Salánki, K., Balázs, E., Jacquemond, M. and Tepfer, M. (1998): Strategies for detection of recombination in virus infected plants expressing a viral transgene. *5th International Symposium: The Biosafety Results of Field Tests of Genetically Modified Plants and Microorganisms*. Braunschweig, 6–10 September
- Palkovics, L., Karamova, N., Pribék, D. and Balázs, E. (1998): Changes in the 5' non-coding region of plum pox virus in connection with of the disease symptom development. *7th International Congress of the Plant Pathology*. Edinburgh, 9–16. August
- Balázs, E. (1998): Research challenges and needs for safe utilization of transgenic organisms: Introduction OECD Workshop Sustainable Pest Management Safe Utilization of New Organisms in Biological Control, Montreal, September 27–30.
- Balázs, E. (1999): Tissue culture of stone fruit trees: Basis for genetic engineering. *Joint Hungarian Korean Symposium in the Korean Society of Plant Tissue Culture Reunion Taejon*, Korea, April 22.
- Szilassy, D., Salánki, K. and Balázs, E. (1999): Determinants of a host-specific stunting symptom induced by cucumber mosaic cucumovirus infection. *XIth International Congress of Virology*, Sydney, August 9–13.
- Palkovics, L., Karamova, N., Pribék, D. and Balázs, E. (1999): Changes on the 5' noncoding region of plum pox virus in connection with symptom development. *13th International Congress of the Hungarian Society for Microbiology*. August 29–September 1.
- Divéki, Z., Szilassy, D., Salánki, K. and Balázs, E. (1999): Monitoring the movement of RNA viruses in plant tissue: the role of tomato aspermy cucumovirus (TAV; Bromoviridae) coat protein in cell-to-cell movement. *13th International Congress of the Hungarian Society for Microbiology*. August 29–September 1.

- Balázs, E. (1999): Questions arising from the implementation of the Hungarian gene technology law. Use of agriculturally important genes in agricultural biotechnology. *NATO Advanced Research Workshop*. October 17–21. Szeged
- Balázs, E. (1999): Transgenics, sustainability, rural development and social welfare. *1st Annual Meeting of the Research Centre for Plant Growth and Development*. University of Natal, Pietermaritzburg, November 11–12.
- Balázs, E. (2000): Different expression level of green fluorescent protein (GFP) variants in several *Nicotiana* species. *EMBO Workshop on Plant virus invasion and host defence* 28 May–1 June Kolymbari, Crete, Greece
- Divéki, Z., Szilassy, D., Salánki, K. and Balázs, E. (2000): Studying the use of green fluorescent protein variants in plant systems. *6th International Congress of Plant Molecular Biology* 18–24. Quebec, Canada
- Balázs, E. (2000): Regulation Clearing the Dark Clouds over Biotechnology. *FESPP Congress*, Budapest, 21–25 August
- Teycheney, P-Y., Aaziz, R., Salánki, K., Balázs, E. (2000): Potential risks associated with recombination in transgenic plants expressing cucumber mosaic virus sequences. *6th International Symposium on the Biosafety of Genetically Modified Organisms*, July 8–13, Saskatoon, Saskatchewan, Canada
- Balázs, E. (2000): Research activities at the Agricultural Biotechnology Center. *International Symposium and Training Course on Functional Genomics*, June 28–July 8. Gödöllő
- Balázs, E. (2000): Biotech puzzle on the B, Follow up Meeting best practices for fostering Education–Research–Industry Relations in the CCE Countries of the UNESCO World Conference of Science. Budapest, 12–14. October
- Balázs, E. (2001): *European Research Area – A new challenge for candidate countries, the Hungarian Approach*. Liège, November 19–20.

Magyar nyelvű tudományos közlemények:

- Balázs E. (1995): *Molekuláris virológiától a gyakorlati növényvédelemig*. Az MTA Agrártudományok Osztályának Tájékoztatója, Akadémiai Kiadó, 169–170.
- Wittner A., Palkovics L. és Balázs E. (1995): A szilva himlő vírus henger alakú zárványfehérje gén klónozása és magasabbrendű növénybe építése. *Növényvédelem*, 31, 301–316.
- Palkovics L. és Balázs E. (1996): A szegfű karcolatos gyűrűsfoltosság vírus azonosítása polimeráz láncreakció segítségével. *Növényvédelem*, 32 (11), 553–556.
- Balázs E. (1997): *Növényi vírusgének és funkcióik*. (A székfoglaló előadás rövidített változata.) A Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Tájékoztatója, Akadémiai Kiadó, Budapest (1996), 96–97.
- Balázs E. (1998): Növényi biotechnológia. In *Biotechnológia: Lépéstartás Európával – Magyarország az ezredfordulón. Stratégiai kutatások a Magyar Tudományos Akadémián*. II. Az

- agrárium helyzete és jövője (Szerk.: Dudits Dénes és Dohy János.) MTA, Budapest, 1–158.
- Balázs E. és Kovács K. (1998): A biotechnológia a környezetvédelem szolgálatában. In *Magyarország az ezredfordulón – Stratégiai kutatások a Magyar Tudományos Akadémián: Lehetőségek az agártermelés környezetbarát fejlesztésében*. MTA, Budapest, 155–174.
- Salamon P., Salánki K., Szilassy D. és Balázs E. (1998): Az uborka mozaik vírus nekrotikus izolátumának (CMV-N) patológiai jellemzése. *Növényvédelem*, 34 (11), 583–591.
- Tóbiás I., Palkovics L. és Balázs E. (1998): A kabakosokon súlyos károkat okozó cukkini sárga mozaik vírus egyik hazai törzsének jellemzése. *Növényvédelem*, 34 (11), 613–616.
- Balázs E. (1998): *Contagium vivum fluidum* avagy a dohánymozaik vírus 100 éve. *Növényvédelem*, 34 (12), 659–660.
- Balázs E. (1999): Egy baktérium, amely új alapokra helyezte a növényegészségügyet. *Növényvédelem*, XXXV, 537–538.
- Balázs E. és Dudits D. szerk. (1999): *Molekuláris növénybiológia – szemelvények*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 7–665.
- Balázs E. és Dudits D. (1999): Molekuláris növénybiológia – szemelvények (szerk.). In *Vírusgének megnyilvánulása a növényi sejtekben*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 453–484.
- Burgyán J. és Balázs E. (2000): A hazai molekuláris növényvirológiai kutatások itthon és külföldön. *Növényvédelem*, 36 (2), 61–64.
- Divéki Z., Szilassy D., Salánki K. és Balázs E. (2000): A GFP riportergén alkalmazása a cucumovírusok mozgásának tanulmányozásában. *Növényvédelem*, 16. évfolyam 6. szám
- Józsa R. és Balázs E. (2000): Vírus eredetű köpenyfehérje gének által közvetített rezisztencia transzgenikus növényekben I. – Helyzetkép az ezredfordulón. *Növénytermelés*, 49, 165–194.
- Józsa R. és Balázs E. (2000): Vírus eredetű köpenyfehérje gének által közvetített rezisztencia transzgenikus növényekben II. – Hatásmechanizmusok, lehetséges kockázati tényezők. *Növénytermelés*, 49, 447–451.

Magyar nyelvű tudománypolitikai és népszerűsítő cikkek, előadások:

- Balázs E. (1995): *A biotechnológia a fenntartható fejlődésben*. MTA Közgyűlés, Budapest, május 8–12.
- Balázs E. (1996): *A biotechnológia és a fenntartható fejlődés*. A Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának Tájékoztatója (1995). Akadémiai Kiadó, Budapest, 119–121.
- Balázs E. (1996): A biotechnológia fejlődésével felmerülő etikai kérdések. *Biotechnológia és Környezetvédelem Ma és Holnap*, X (2), 5–7.

- Balázs E. (1996): A genetikailag módosított szervezetek és a biológiai biztonság. *Természet Világa*, 127. II. különszám 47.
- Balázs E. (1996): *A biotechnológia és a biológiai biztonság. Környezetbiztonság: Az ENSZ programjai és a hazai feladatok*. A KTM Kiadványa, szerk.: Faragó Tibor. 59–64.
- Balázs E. (1998): Precíziós növénynemesítés. *Élet és Tudomány*, LIII (27), 851–853.
- Balázs E. (1998): A géntechnológiai törvény bevezetésével kapcsolatos feladatok a növényvédelmi szakemberek számára. *VIII. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum*, Keszthely, január 21–23.
- Balázs E. (1998): A géntechnológiai törvény bevezetésével kapcsolatos feladatok a növényvédelmi szakemberek számára. *VIII. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum*, Keszthely, január 28–30.
- Balázs E. (1998): A biztonságos alkalmazásért. *Magyar Mezőgazdaság*, 53 (10), 17.
- Balázs E. (1998): Nyerni vagy veszíteni. *Magyar Mezőgazdaság*, 53 (45), 21.
- Balázs E. (1998): Vírusgénnel a vírusok ellen. *Élet és Tudomány*, LIII (47), 5–7.
- Balázs E. (1998): A rezisztencianemesítés új útjai a géntechnológiai eljárások alkalmazásával. Országos Minősítő Intézet, *Országos Konferencia: Biológiai alapok a növénytermesztésben – Rezisztencia a növény- és környezetvédelem szolgálatában*. December 9–10.
- Balázs E. (1999): Azonos és mégis más. *Magyar Mezőgazdaság*, 54 (18), 13.
- Balázs E. (1999): Cartagena de Indias, ahol sem a biodiverzitásról, sem környezetünkről nem esett szó. *Magyar Tudomány*, CVI. kötet, új folyam, XLIV, 850–853.
- Balázs E. (1999): A rezisztencia nemesítés új útjai a géntechnológiai eljárások alkalmazásával. OMMI Konferencia összefoglalója. Az *Agrofórum* melléklete, 10–14.
- Balázs E. (1999): Szabályozott keretek közt. *Mag, Kutatás, Termesztés, Kereskedelem*, 13 (1), 12–13.
- Balázs E. (1999): A biotechnológia a gazdaság húzóágazatává válhat – Könyves Kálmán, hol vagy? *Magyar Nemzet*, LXII, 92, 7.
- Balázs E. (1999): A mértéktartó növekedés I. *Magyar Mezőgazdaság*, 54 (26), 22.
- Balázs E. (1999): A mértéktartó növekedés II. *Magyar Mezőgazdaság*, 54 (27), 19.
- Balázs E. (1999): A növénynemesítők álma. *Magyar Mezőgazdaság*, 54 (38), 12.
- Balázs E. (1999): A biotechnológia és a Mezőgazdasági Biotechnológiai Kutatóközpont szerepe napjaink növénynemesítésben. Növénynemesítés eredményei a tárcához tartozó kutatóintézeteknél – kihívások az ezredforduló küszöbén. FVM Konferencia a Magyar Tudomány Napja Alkalmából. Budapest, november 4.
- Burgyán J. és Balázs E. (2000): Helyzetkép a hazai molekuláris növényvirológia eredményeiről. *Növényvédelem*, 36 (2), 61–64.
- Balázs E. (2000): Aetas semper aportat aliquid novi. *Növényvédelem*, 36 (5), 265.
- Balázs E. (2000): Egy új „zöld forradalom” küszöbén. *Magyar Tudomány*, CVII. kötet – Új folyam, XLV. kötet, 5. szám, 573–579.
- Balázs E. (2000): A drezdai felhívás. *Magyar Mezőgazdaság*, 55 (21), 7.
- Balázs E. (2000): Mindnyájunk érdekében. *Magyar Mezőgazdaság*, 55.
- Balázs E. (2001): Európa jövőkép nélkül. *Magyar Nemzet*, LXIV. évf., 63., 7., márc. 16.

Balázs E. (2002): Géntechnológiai módszerekkel nemesített burgonya. *Burgonyatermesztés*, 2001. november 3–6.

Magyar nyelvű előadások és posztterek:

- Palkovics L., Wittner A. és Balázs E. (1995): Fertőzőképes *in vitro* transzkriptum előállítása a szilva himlő vírusról. 41. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 21–22.
- Wittner A., Palkovics L. és Balázs E. (1995): A szilva himlő vírus henger alakú zárványfehérje gén klónozása és magasabbrendű növénybe építése. 41. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 21–22.
- Farkas E., Palkovics L. és Balázs E. (1996): Komló törpülés viroid azonosítása hazai szőlő ültetvényeinkben. 42. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 27–28.
- Palkovics L., Tóth E. és Balázs E. (1996): Carnation etched ring vírus azonosítása polimeráz láncreakció segítségével. 42. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 27–28.
- Wittner A., Palkovics L. és Balázs E. (1996): A szilva himlő vírus helikáz génjének klónozása és magasabbrendű növénybe építése. *Magyar Mikrobiológiai Társaság Nagygyűlése*, Nyíregyháza, augusztus 21–24.
- Szilassy D., Salánki K. és Balázs E. (1996): Uborka mozaik vírus Trk7-es törzs 2-es RNS-ének szekvencia-meghatározása. *Magyar Mikrobiológiai Társaság Nagygyűlése*, Nyíregyháza, augusztus 21–24.
- Józsa R. és Balázs E. (1997): Burgonya Y vírus (PVY) köpenyfehérje gén beépítése burgonyába. 43. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 24–25.
- Tóbiás I., Palkovics L. és Balázs E. (1997): A cukkini sárga mozaik vírus köpenyfehérje gén klónozása. 43. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 24–25.
- Ott P., Szabó L., Bozsó Z., Klement Z. és Balázs E. (1997): Lokális indukált rezisztenciaformák elektronmikroszkópos vizsgálata dohányban. 43. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 24–25.
- Huppert E., Salánki K., Szilassy D. és Balázs E. (1998): Paradicsom magtalanság vírus (TAV-P) egyes és kettős RNS-ének molekuláris jellemzése. 44. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 24–25.
- Mihálka V., Nagy I. és Balázs E. (1998): Dohánymozaik-vírus (TMV)- rezisztenciagének összehasonlító vizsgálata paprikánál (*Capsicum annuum* L.). 44. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 24–25.
- Szilassy D., Divéki Z. és Balázs E. (1999): RNS vírusok növénybeli mozgásának nyomkövetése *in situ* hibridizációs módszerrel, valamint GFP reporter gén alkalmazásával. 45. *Növényvédelmi Tudományos Napok*, Budapest, február 23–24.
- Balázs E. (1999): A genetikailag módosított élőlényekről érzelemmentesen. *MAE-értekeztet: A GMO szervezetek, szerepük, hatásuk a növénytermesztésre*, Budapest, június 23.
- Burgján J. és Balázs E. (1999): A hazai molekuláris növényvirológiai kutatások és távlati elképzelései. *Szirmai János emlékülés, MTA Növényvédelmi Bizottsága*, június 7.

- Salamon P., Burgyán J. és Balázs E. (1999): Transzgenikus vírusrezisztens növények, mint potenciális vírusdiagnosztikai teszt növények. IX. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum, Keszthely, január 24–26.
- Divéki Z., Szilassy D., Salánki K. és Balázs E. (2000): Egy különleges patológiai tulajdonságú uborka mozaik vírus törzs (CMV-N) elsődleges szerkezetének jellemzése. 46. Növényvédelmi Tudományos Napok, Budapest, február 22–23.
- Tóbiás I., Tzekova L., Palkovics L. és Balázs E. (2000): A hazai flórában előforduló új clesotrovírus leírása. 46. Növényvédelmi Tudományos Napok, Budapest, február 22–23.
- Balázs E. (2000): Kell-e a magyar mezőgazdaságnak transzgenikus növény? VI. Növény-nemesítési Tudományos Napok, Budapest, március 8–9.
- Balázs E. (2001): A genetikailag módosított növények várható elterjedése és azok hatása a mezőgazdasági termelőkre. Burgonyaágazati fórum, Keszthely, január 17–19.
- Salánki K., Huppert E. és Balázs E. (2001): Cucumovírusok likális terjedésének feltétele a mozgási fehérje és a köpenyfehérje kompatibilitása. 47. Növényvédelmi Tudományos Napok, február 27–28.
- Huppert E., Szilassy D., Salánki K., Divéki Z. és Balázs E. (2001): A mozgási fehérje kicserélése nem okozza az uborka mozaik vírus fertőzőképességének elvesztését. 47. Növényvédelmi Tudományos Napok, február 27–28.
- Tóbiás I., Palkovics L., Tzekova L. és Balázs E. (2001): A köpenyfehérje gén cseréjének hatása a gazdanövénykörre két potyvírus esetén. 47. Növényvédelmi Tudományos Napok, február 27–28.
- Huppert E., Szilassy D., Salánki K., Divéki Z. és Balázs E. (2001): Hibrid uborka mozaik vírus előállítása nem homológ mozgási fehérje felhasználásával. Magyar Mikrobiológiai Társaság Nagygyűlése, Balatonfüred, 2001. október 10–12.
- Divéki Z., Salánki K., Balázs E. (2001) Az uborka mozaik vírus nekrotikus törzsének (CMV-N) különleges patológiai tulajdonságáért felelős genetikai determináns azonosítása. Magyar Mikrobiológiai Társaság Jubileumi Nagygyűlése, Balatonfüred, 2001. október 10–12.
- Balázs E. (2001): Hungária aranya – a paprikakutatás helye a Nemzeti Programban, a Széchenyi Terv. Magyar Fűszerpaprika Napok, Kalocsa, szeptember 20–22.
- Horváth S., Wolf I., Józsa R., Balázs E. (2002): Y-vírus köpenyfehérje génnel transzformált burgonya vonalak rezisztenciája a burgonya Y (Potato Y, PVY) potyvírussal szemben. VIII. Növény-nemesítési Tudományos Napok, Budapest, február 12.
- Tóbiás I., Palkovics L. és Balázs E. (2002): A cukkini sárga mozaik vírus elleni rezisztencia kialakítása a köpenyfehérje gén beépítésével. 48. Növényvédelmi Tudományos Napok, március 6–7.
- Divéki Z., Salánki K. és Balázs E. (2002): Az uborka mozaik vírus Ns törzsének nekrotizáló képessége a vírusgenom 1. RNS-éhez köthető. 48. Növényvédelmi Tudományos Napok, március 6–7.

Jean Boyazoglu

AZ MTA TISZTELETI TAGJA

THE EUROPEAN ASSOCIATION FOR ANIMAL PRODUCTION: A WORLD-WIDE LEADER IN LIVESTOCK SCIENCE AND TECHNOLOGY AT THE CROSSROADS

Elhangzott 2001. október 26-án

Introduction

The main reason for which I selected the theme of „The European Association for Animal Production at the crossroads”, for the presentation to this august body – which traces its roots 175 years back – was my desire to show how EAAP evolved in the social and economic environment during its more than fifty years long history; a youngster compared to our Academy of Sciences EAAP’s birth, its past and its present, its achievements and weaknesses have been marked continuously by dilemmas and options, and by obstacles and crossroad decisions. Within this framework, I will try to highlight some of the conditions in which EAAP was established. I shall also attempt a description of how EAAP reacted to the challenges and hardships imposed on our membership in Central and Eastern Europe, and finally, give an opinion on the light in which EAAP membership sees the specific role of Hungary and Hungarians in the life of the Association.

To begin with, let me first draw your attention to the name of the Association: *it is the association FOR and not an association of animal production*. This small but important linguistic nuance hides a major semantic message: EAAP and its members work for production, for producers, for the benefit of consumers, and for the livestock industry as a whole. Their output contributes both to the public interest and to the importance of marketable products.

Goals, functions and actual structure: a summary review of EAAP

Although those actively involved with EAAP should be well aware of its activities I feel that before referring shortly to the crossroads that marked our association's history I will try to give you a glimpse of what EAAP is today as the par excellence professional organisation servicing Europe and the Mediterranean's farm livestock sector. Contrary to our North American sister organisation (ASAS) which is a society of individual members, EAAP is a regionally-based „international” federation of national member organisations from 37 countries (Annex 1) in Europe and the Mediterranean area, recognised in Italy by decree n° 21099 of the Ministry of Agriculture (OG. n° 82 of April 7, 1995); following an original Presidential decree of 1949.

Following the first post-war interactions in 1947, the Association was finally founded in 1949 in Paris under the auspices of the FAO which recognised it since as an INGO (International Non-governmental Organisation). Historically EAAP is the first organisation to which FAO conferred the *specialised consultative status*. Nowadays there are several hundred NGO's of various nature and interests that have been „recognised”; few of them truly professional or technico-scientific.

The member organisations (one per country) represent the interests of scientists, academics, professionals and producers, technicians, extension officers, government departments, farmer organisations and the sustaining industry/private sector as a whole. This corresponds to a truly unique possibility for all those involved or interested in livestock production, a socio-economic sector that relates to nearly half of Europe's agriculture, to discuss freely and interact at all levels. In a nutshell, the main aims of EAAP are to:

- promote the advancement of relevant scientific research, academic and technical training;
- promote the development of sustainable animal agriculture and livestock farming production systems;
- improve the technical, economic and social conditions of the livestock sector;
- promote professional ethics, the welfare of farm animals, and the conservation of the rural environment;
- control, conserve and optimise the use of natural resources in general and livestock biodiversity in particular;
- sustain the traceability and the *intra-sec* quality and wholesomeness of products of farm livestock origin;
- encourage the involvement of young scientists and technicians in all ways.

The Association's structure can be summarised as follows:

- The GENERAL ASSEMBLY, composed of the representatives of each member organisation, and which meets annually during the Annual Meeting.
- The COUNCIL, composed of the President and ten Councillors who must come from eleven different countries, for a four-year term. Two Committees, chaired each by one of EAAP's Vice-Presidents, sustain the Council's actions:
 - The Scientific Advisory Committee
 - The Ways and Means Committee
- The STUDY COMMISSIONS (8 at this stage) deal with specific scientific, technical and economic aspects of the livestock sector.
- The COMMITTEE OF AUDITORS, which independently audits the Association's financial affairs.
- The SECRETARIAT, which has a small full-time staff and is headed by an Executive Officer.
- The scientific/technical „arm” of EAAP today consists of the eight Study Commissions:
 - Animal Genetics
 - Animal Management and Health
 - Animal Nutrition
 - Animal Physiology
 - Cattle Production
 - Horse Production

- Pig Production
- Sheep and Goat Production

There are also a number of specialised Working Groups (currently 13) of which five directly depending from the Council.

The Association organises each year an Annual Meeting, which runs over 4 days, and at which approximately 800 reports are presented. The Association also sponsors or cosponsors several specialised symposia, e.g.:

- The Livestock Farming Systems Symposia
- The Mediterranean Symposia
- The Contact Group on Eastern and Central Europe Workshops and Round-Tables
- The Academic Curricula Symposia
- The Animal Genetic Resources Symposia

EAAP has an active publications and scientific/technical information policy; this is actually supervised by Pal Rafai. This policy is seen as a service to the membership and operated on a totally voluntary basis e.g.:

- Livestock Production Science, published by Elsevier, is the official scientific journal of the Association (four volumes per year); first published in 1974.
- The EAAP Newsletter (3 issues per year) provides a medium for the exchange of current views.
- The EAAP Scientific Series (some 110 published volumes to-date) including proceedings of study groups, symposia etc.
- The EAAP Technical Series (first issue published in 2001).
- The Dictionary of Animal Production Terminology, available also on CD-Rom from Elsevier.

Furthermore the Association has a policy of being actively involved in co-publishing relevant specialised issues and *ad-hoc* publications in collaboration with other international organisations (e.g. FAO, ICAR, CIHEAM, WAAP). Over and above its strong voluntary links to FAO (AGAP), a sound implemented policy of the Association is the wish to collaborate as much as possible with other interested and involved IGO's like OIE and CIHEAM and INGO's such as ICAR, WAAP, RBI, ASAS, IGA etc. in specific projects and venues, over and above the publications sector.

At crucial moments for Europe's livestock sector the Association has addressed the situation from a global and neutral point of view through special studies and group actions, it launched, to mention only a few:

- 1948 Applied Ethology in Farm Animals
- 1951 Creation of the European Committee for Milk and Butterfat Recording (later ICAR)
- 1957 FAO/EAAP Listing of Research Institutes in Europe
- 1958 Beginning of Energy Metabolism Symposia
- 1958 Creation of the World Association for Animal Production (WAAP)
- 1959 First Animal Production Terminology Dictionary (new editions in 1985 and 1993)
- 1965 Carcass Evaluations and meat quality (cattle and small ruminants in particular)
- 1974 Protein Metabolism Symposia
- 1981 Set-up of the first operational Working Group on Animal Genetic Resources in the world; thereafter this linked to the global FAO AGAP relevant activities
- 1982 INTERBULL Committee created under ICAR
- 1982 First Long-Range Study: Livestock Production in Europe
- 1986 Official Collaboration Agreement with CIHEAM regarding the Mediterranean Livestock Sector
- 1986 Institutionalised closer links with ASAS
- 1988 Second Long-Range Study: Feed Resources in Europe
- 1990 Task Force for CEE Countries
- 1991 Third Long Range Study: The 3rd Millennium
- 1992 Biology of Lactation in Farm Animals Symposia (joint EAAP/ASAS venue)
- 1995 Livestock Farming Systems
- 1996 RESGEN 83 Project (EU)
- 1998 RBI linkage
- 1998 Website developed
- 2000 Millennium joint EAAP/ASAS/ADSA Celebration
- 2001 BABROC Project (EU)
- 2001 The After-BSE review Working Group

The early crossroads

The present structure and functions of EAAP are the product of its more than half a century long history, but also the reflection of ideas and actions that preceded the Association's establishment and of the changes and developments that took place through the years in each of its components, since the late 1800's.

The founding fathers of EAAP took into consideration various options regarding the type of „international organisation” they would want to develop and decided on an association of scientists/academics linking to the national herd books and breeding associations, but also a specialised inter-governmental organisation to monitor and analyse developments in the animal production sector: a combination of all three and much more.

As some of you might have read in the excellent Jubilee History of EAAP written by John Hodges on which I depended a lot for the preparation of this paper, the creation of EAAP is only 52 years old; much later than it was generally recognised that the professional and scientific capacities of each single nation or European linguistic group were not sufficient to provide tangible support to animal agriculture which was then striving to meet the growing demands of an exponentially advancing urban population for more and better quality animal products.

The increased understanding of the need for the establishment of a broader „international” organisation of scientists and academics involved in animal production research and teaching had already matured during the first years of the last century. The idea of creating a pan-European association for animal production was first specifically discussed and supported by participants at a number of national and international events in the early 1900's, like the meeting of the association of animal scientists from German speaking countries held in 1906 (Halle); then the first international congress on animal production held in Brussels in 1910 and at the jubilee celebration of the founding of the Veterinary College in Lyon, France in 1912. However, the realisation of this dream was stopped by the outbreak of the First World War.

At that time, besides the contacts between scientists and academics, a number of practical breeders and livestock farming professionals, developed direct links with colleagues from other countries; this was also true for the embryonic but strongly growing corporate and semi-private sector. The awareness of benefits stemming from international co-operation

among breeders and other professionals involved with the livestock sector was generated and strongly sustained through the growing trade in breeding material for use in national breeding schemes oriented towards increased productivity of local breeds or the substitution of local breeds with exotic ones. At the same time the governments of European countries developed systems, regulations and norms for the trade in plants and live animals through the first widely accepted veterinary and phyto-sanitary conventions and agreements. The international commercialisation of agricultural products, which existed and evolved from the early times of human history, started to exercise a substantially stronger influence on national agricultural markets, influencing local production. National agricultural policies became more dependent on developments in neighbouring countries but also on more global situations and changes.

After the First World War, the second international congress was held in 1923 in Scheveningen, The Netherlands, which focused on cattle production. Like the first international congress this also was large for those days with 400 participants. The proceedings cover more than 1000 pages. During the final session of the congress, it was agreed that an „International Central Animal Bureau” should be founded. Part of its functions would be to organise future congresses. The idea was to link this new Bureau with the International Institute for Agriculture (IIA), which had been established decades before and was housed in Villa Borghese in Rome, Italy. Contact was made with IIA. However, the idea was not followed up.

The third international congress with the topic „Animal Production Science” was held in 1930 in Liège, Belgium, and was a rather lower profile event with more restricted topics. The proceedings reported only the papers of eight invited „foreign” speakers. There was apparently no further discussion on the question of co-operation between specialists in the field of animal production joining in one international or regional organisation. The initiatives of 1912 in France and of 1923 in The Netherlands were not followed through. Soon, however an interesting and significant new development took place, which, by the way, introduces also the first „Hungarian connection” to the development of the post-Second World War EAAP.

In the early 1930's the then Hungarian Minister of Agriculture, Dr. Miklós Kállay, sent Dr. István Moskovits from Hungary to the IIA in Rome where, because of his background, he became responsible for animal production issues. At the Institute he found lying around the proposal for the creation of a European Association for Animal Production, which the 1923 Congress in the Netherlands had sent to the IIA. Stimulated by the discovery, Dr. Moskovits proposed, in

1937, to hold a fourth international animal production congress and contacted a number of animal scientists and breed association leaders including Engeler of Switzerland, Leroy of France, Maymone of Italy, Horn of Hungary, and other well-known figures from Germany, UK, The Netherlands, Spain, Belgium, the Nordic countries, etc. The Swiss agreed to host the congress in 1939 in Zürich and Dr. W. Engeler, then Director of the Brown Swiss Cattle Herdbook in Switzerland, became Secretary-General of the congress. In addition to his responsibilities for organising the congress, Dr. Engeler carried out excellent preparatory work to revive the possibility of creating a Pan-European Animal Production Association. *To Engeler, a practicing professional directly involved in the provision of services to breeders and producers, must go the credit for the thorough preparation of this idea, without which earlier attempts had failed; he was the driving force behind the initiative.*

The final draft proposal of activities and statutes (Annex 2) was developed during this 4th International Animal Production Congress although the idea was to call the proposed body an „International Association for Animal Production”. This was the basis on which the future statutes of the post-Second World War EAAP were to evolve; the geographic field covering was Europe, in the broadest possible terms, the Mediterranean basin and the Near East. We must note that these First Statutes had two broad aims, first to improve animal production both technically and economically, then to address the issues of feeding the world. It is remarkable how similar the pre-war draft of these Statutes are to the present EAAP Statutes.

However, this second attempt that would lead to the establishment of a European-based association englobing the overall interests of animal production failed again, because of the outbreak of the 2nd World War; the threads were only to be picked up again in 1947 with the first interactions relating to EAAP's creation.

The founding of EAAP; the FAO connection

In October 1945, the United Nations Food and Agriculture Organisation (FAO) was formed and following a short period in Washington DC, FAO was established in Rome, Italy in 1947. The Villa Borghese based IIA had survived the war. Dr. Moskovits was again at the Institute in Rome and, recalling the memory of the proposed „international association”, began to think about renewing the initiative. Since FAO was formed as an Inter-Governmental Organisation, it was felt that it would be better for the new

international animal production association, which was to be born through FAO action and support, to be a Non-Governmental Organisation. Soon after FAO moved to Rome, the IIA moved alongside it and Dr. Moskovits joined the FAO staff from where he provided meaningful support for the creation of EAAP.

The follow-up of the 4th (1939) International Animal Production Congress was again held in Zürich in 1947 and was attended by 305 academics, scientists, practical breeders, government officials and even a few persons linked to the then very slowly emerging private sector. They came from all over Europe and the Mediterranean basin. Dr. Moskovits and two of his colleagues attended from the newly established FAO.

As in 1939 it was again Dr. Engeler who took the lead and presented to the congressists the options for the creation of the association. The participants realistically formulated the vision for the new organisation visualising it as a complimentary action arm of FAO:

- They decided to go ahead with a new international organisation.
- They approached the association's mandate as being the scientific, technical and economic aspects of animal production and dropped the idea of world food security.
- In view of the recent creation of FAO, they limited the activities of the new association to Europe alone and the idea of a World Association was held over for later implementation.
- Since FAO had been formed as an Inter-Governmental Organisation, they considered that the new association would function best as a „private” organisation, independent of governmental control.
- They realised that the new association would inevitably have much in common with FAO and there would be mutual benefits in full interaction. This was without doubt a substantial reason for the idea of establishing the headquarters of the new association in Rome.

The points retained as the basic structure of the new association can be summarised as follows:

- An International Society for Animal Production should be formed on a European basis. The possibility of a World Association was left for later action.
- The Society should be non-governmental and membership should be based upon the national animal production societies; if not the ministries of agriculture or national research institutions.

- Participants in the association's activities should include scientists, breeders and administrators.
- A Preparatory Committee should be formed with representatives of the national animal production societies of Belgium, Denmark, France, Hungary, The Netherlands, Switzerland and the United Kingdom.
- The Secretariat should be at the FAO European Bureau in Rome and Dr. Moskovits should be responsible for convening the Preparatory Committee. *This item was submitted to FAO for approval.*
- The Preparatory Committee should prepare a draft constitution and present it to the Constituent Assembly which would meet in November 1949 on the occasion of the up-coming International Congress on Animal Production in Paris. The Preparatory Committee met in June 1948 in Milan, Italy, and in March 1949 in Paris, France, to prepare their submission.

In February 1948 the European National FAO Committees met in Rome and considered the request from the 1947 Zurich Meeting that „The FAO Temporary Bureau in Europe entrust its Animal Production Service with the Secretariat of the Provisional Organising Committee”. This request was approved because it was recognised that it would lead to further development of animal science and the improvement of animal production in Europe. The FAO European office was therefore authorised to provide the necessary Secretariat on a temporary basis for the Organising Committee of the proposed European-based International Animal Production Association. The European Regional Office of FAO then asked the countries already nominated for membership of the Preparatory Committee to name their representatives for the Preparatory Committee to take place in Milan in 1948.

On the 28th June 1948, the Preparatory Committee met in Milan; besides the country representatives FAO was represented ex-officio by Dr. Ralph Philips of the Animal Production and Health Division and Dr. Moskovits. The draft text of the proposal for EAAP's creation was produced in French, English, Italian and German and sent by FAO to all the interested countries. EAAP was thereafter officially created in Paris in November 1949, during the 5th International Production Congress. The official documents were signed by the founding member countries at a specially organised session in UNESCO.

There were twelve founding members (Annex 3); the absence of Central and Eastern European countries, even those like Hungary,

Yugoslavia and Czechoslovakia that were very much involved and interested, was a demonstration of the growing political distancing of „east” and „west” at that time. The presence of two South Mediterranean countries and one from the Near East is meaningful.

The evolution thereafter is known to most of you and has been well described in John Hodges’ „History of the EAAP” published in 1999. *What I want to underline here simply is the major and meaningful action of EAAP during the dark years of Europe’s political separation to bridge differences between the professionals of Europe’s two parts and serve the livestock industry in Europe and the Mediterranean as a whole with no after-thoughts and without complexes. EAAP was always there to help open the doors for contacts and friendship between scientists and academics without discriminations and timorous fears.* But this is a story that I feel is not for me to tell, and which I would rather let others explain one day. It was not easy, neither was it always facilitated by the official institutions, but we know today it was necessary and constructive. Concerning myself, I feel honoured to have been part in a small way, in this saga.

The 90’s: Wait and see or take an active role?

The fall of the Berlin wall announced a new and very different era in world history. Without going into detail let me simply quote the words of Dr. Gergatz, then Hungarian minister of agriculture, at the opening of the EAAP round table held in Budapest in 1991, convened to evaluate the future of the livestock sector in our Central and Eastern Europe member countries: „Europe has started the process of uniting and raising the level of society, economy and the standard of living, reducing at the same time differences between countries”, he said.

This initial optimism and hopes for quick results had to be confronted very soon with down to earth reality. Differences between countries and differences within countries increased. Societies are still now in search for new and often long term solutions which are, in many fields, still to be found and defined. The process of transition from the centrally planned to market oriented economic systems, followed by the wish to move towards the EU, put the professionals involved in the animal production sector in their respective countries in a difficult and unprecedented situation. Agricultural production and consumption started to decline, budgets and other financial resources for research were halved or even cancelled. As Jean Claude Flamant recently said to me „the herds and the flocks were decimated, while meat and milk production and consumption fell to 50% of what they were”. Many of our

colleagues were to look for other jobs – be it in the newly established companies or privatised production units, in administration or even outside the animal production sector. We had dreamed a positive world, much of what followed was difficult to address. We all have witnessed the *ad-hoc* reactions of various components of the international community; in many cases we were all with little resources to act or even to react.

EAAP was among the first to try and address the situation in a structured and organised manner. A lot of what we did we could have certainly done better but at least we tried while others just waited and „sprung on the bandwagon” when things seemed to move and... easy funds became more freely available!

Let us now look to this recent past without negativism nor over pride. In 1990 at the EAAP Annual Meeting in Toulouse, a number of Central and Eastern European member countries asked for a review of the impact on livestock production of the move from communism and central planning to a transition state leading to market economy systems; they also asked for advice on the situation so created. A Round-Table was held in Budapest in 1991 when an EAAP Task Force was established, led by Dr. K. Meyn of Germany with representatives from EAAP, FAO, OIE and member countries. The EU, the World Bank, ISNAR and a few others seemed to be interested in the beginning. A Steering Committee guided activities. For five years a series of Round Tables and Workshops were held that addressed specific issues in the process of transition. Some support was provided by FAO and by the German authorities.

In fact, the situation created in CEE countries during the transition from centrally planned economies to market oriented economic systems, imposed the need to adjust the activities of many international organisations; many waited to see. EAAP tried to undertake an *on-hands* early analysis of the impact of politico-economic changes on the livestock production sector in the concerned member countries, already at the 1991 Budapest meeting. On the basis of this evaluation we established the above-mentioned special task force with a low-profile approach to reason and act in support of the restructuring of the sector in CEEC during the crucial 1991–2001 period. I must say with some bitterness, that we were not helped much in this venue by the fund-controlling international organisations; we could certainly have been more efficient earlier with a little bit of funding support from where it was certainly more than available. Maybe we were too scientific, maybe we were too idealistic or maybe we were simply too independent! As one of the persons that can claim the parenthood of

this project – the others were Klaus Meyn from Germany and Franc Habe from Slovenia, but also Maurice Bichard from the U. K., Arne Roos from Sweden and Milan Zjalic then of FAO – I recall well the incredulity with which our proposals were received; particularly by many who today play „*first violin*” in the orchestra of sustaining the process of privatisation and policy advice through highly visible and rather expensive projects.

The EAAP Task Force (later called EAAP Contact Group for CEEC) organised four major Round-Tables and 23 workshops and several *ad hoc* meetings, which addressed specific issues relevant to the process of transition. More than 20 important technical documents were published during these past 10 years, in collaboration with FAO and some of our CEE country member organisations. We presented experiences of CEE countries in the implementation of economic reforms and the applicability of western European practices. We also made proposals for action at the national, regional and international level. Papers and case studies on priority technical matters such as animal identification, the organisation and financing of research, animal recording, breeding strategies, the quality and traceability of products of animal origin, investments in livestock farming, the availability and costing of protein animal feeds, etc., greatly contributed, to the better understanding, know how and functioning of the livestock industry under the difficult conditions of the 90's. They also sustained the formulation of practical and applicable policies at national level. *In fine* while we are very proud of this pioneer action the practical results could certainly have been faster and more effective particularly if ready cash was not always lacking! Finally, in 2001 the BABROC EU sustained project became a first reality; this will help, we trust, the cattle breeding and service organisations of the EU Candidate Countries towards better privatisation know-how and knowledge.

The Hungarian connection

Allow me now to try and sum-up the meaningful role of the Hungarians in EAAP. I feel that no other country had equal input and I am not only referring to the fact that this country organised three very successful annual meetings (1970, 1986 and 2001), all three at crossroad moments of our history. As we saw, it was also the CEE country that lead the development of the EAAP Task Force for the Central Eastern European livestock sector in the early 90's.

The historical role that Moskovits played in EAAP's creation is evident. As we look back it is clear that he could have been nominated to serve as the first Secretary-General; but while staying very much involved with EAAP's beginnings, he preferred serving officially livestock production at world scale within FAO. Professor Leroy, EAAP's first President, and Dr. Moskovits both played crucial roles in solving the question of whom to appoint as the first Secretary-General of EAAP. In those days when funds were very short, it was common for participants who spoke several languages to interpret. During the 1947 Zurich meeting, interpreting was very much needed and Professor Artúr Horn of Hungary was asked to help. Leroy recognised Horn's ability as a scientist and linguist with diplomatic skills and proposed him as Secretary-General of EAAP. He was unanimously elected. However, his government did not allow him to take the post and they also refused to become a member of EAAP. Artúr Horn continued to be one of the main scientific pillars of EAAP and its evolution, and not under the easiest of conditions.

Then Dr. Holger Aersøe of Denmark, who had also taken part in the final preparatory meetings, accepted the nomination as the first Secretary-General and entered the post on 11 December 1949; however, finances were a big problem and, after serving for a year he resigned on 31 December 1950. Moskovits, as resourceful as ever, proposed another Hungarian, Dr. Joseph Czakó, a former diplomat in Rome who was waiting for his visa to the USA. Czakó started on 1 January 1951, but his visa arrived and he departed for America on 3 March 1951 having served only two months as Secretary-General. Leroy and Engeler with Moskovits as consultant, convened urgently. Some Italian names were proposed but as none spoke any of the two main official languages, French and English, sufficiently well they were not considered to be suitable.

Dr. Moskovits moved again to solve the problem by introducing another Hungarian polyglot and diplomat, Dr. Kristóf Kállay, who had left Hungary when communism took over. He is the son of the late Minister of Agriculture and Prime Minister of Hungary, Dr. Miklós Kállay who 15 years earlier had sent Moskovits to Rome to serve at IIA; Kristóf Kállay took office as Secretary-General on 6 March 1951 and loyally served EAAP for two terms (1951–1967 and 1978–1986).

The 1970 congress was marked by Artúr Horn and János Keserű; the 1986 one again by Keserű, László Fésüs, János Gundel, Pál Hajas with the supporting help of Júlia Bányai and Klára Biszkup. The 2001 congress by László Fésüs, Pál Rafai, János Gundel, János Demeter and Júlia Bányai.

What is though very important to note is that in recent years in Council and in the Scientific Commissions few people equalled the input of János Dohy, Pál Rafai, Péter Horn, Imre Bodó, László Fésüs, János Gundel and Sándor Kukovics; to mention only a few. They are so many that I cannot recall them all. What I know is that I never met a group of volunteers for a cause like these people. I would like to add simply that in my nearly 40 years relationship with this land and its people (I first met Kristóf Kállay in 1961 then Artúr Horn in 1963 in Jouy-en-Josas where I was working at the INRA Animal Genetics Station), I had many times the opportunity to remember my grandfather's words. He was a great admirer of your culture and a frequent visitor of Budapest in the early 1900's. Here I translate from French which was his *lingua franca*: „these are hardworking brave people with a soul and deep feelings, in few places around the globe I made true friends as in this land of warriors and poets”. While many could think that this has little to do with EAAP it does explain, at least to me, the paradigm of the full, loyal and voluntary involvement of your professionals with the Association through the high roads of success and the low roads of difficulties.

EAAP in a changing world

In a brilliant recent LPS Newsletter editorial John Hodges asked whether EAAP, born in the middle of the 20th century, is suited for the 21st century. „Today Europe is a different continent from 1949. The milieu of food production in particular is being constantly reshaped and challenged by a variety of external forces: political, scientific, economic, environmental, legal, structural, commercial, demographic and ethical. EAAP has been a leading organisation in animal production over the last 50 years. The Association has also changed during that period, but usually in response to changes within animal production. Today the pressures are external. Is EAAP in the appropriate shape today to continue leadership and service and also be ready for further external pressures upon animal production?”

As he so well explains, change is today a major characteristic of society. This restlessness opens doors of opportunity for the adventurous and also forces the reluctant into new life styles. The masses in European societies, formerly limited by socio-economic and cultural restraints, are now free of such traditional continuity. Common people in western Europe now have unprecedented options for education, travel and communication previously the privilege of a small elite. The „new egalitarian society” based

upon market economy and democracy plus science and technology offers opportunities and rights for segments of society previously disadvantaged. Many of us lead professional lives which were not open to our grandparents. Consequently we have resources to reshape the old ways and we think we can design a „better quality of life” for ourselves and our families beyond the imagination of our forbearers. In the process we all enter new realms in which we have to adjust our values, expectations and behaviour patterns to the new situations which differ from our earlier views. In some ways we become aliens or mysteries to our own parents. Much of this, could though be characteristics of „western societies” not necessarily acceptable or appreciated by others.

John Hodges underlines correctly that „this challenge to re-evaluate the role we inherit and to adjust to new opportunities is not limited to individuals. Institutions also face challenges when the socio-economic environments change. Institutions generally respond more slowly than individuals. Institutions, including EAAP, are communities of people with common interests. Thus, decision-making involves the leaders and needs the explicit or tacit approval of the whole community. Such processes of evaluation and change are much slower and harder for institutions than for individuals.”

Evidently, many believe that now is the time for an overall re-evaluation of our mission, objectives and approach to science and technology, not to speak of radical methodological changes. While I have no quarrel with this wish, my global experience, my western Cartesian thinking and my oriental prudence tell me that one must be extremely careful not to want change for change’s sake and to avoid transferring possible internal problems of national member organisations to EAAP! While discussion, adaptation and oriented evolution are certainly necessary, permanent contesting is counter-productive if not destructive. Everything around us is changing fast and not always necessarily for the better. There is an overall uneasiness with what animal science means to the layman, and in the light of recent reverses in the livestock sector (BSE, dioxin, foot and mouth... to mention only these three), there is much concern about the future of animal agriculture and its public image. In this situation it is justified and necessary to question and discuss the role that EAAP can and should play in the future. *If EAAP does not respond to the growing awareness of environmental and biodiversity considerations; does not recognise the importance of social, ethical and animal welfare issues and values; does not play the card of quality products, their salubrity, traceability, localisation and originality; and does not try to involve*

and integrate the industrial sector relevant to animal agriculture, we will be on the losing side and we will have less and less recognition and notoriety.

We should, on the other hand, understand and accept that the transfer of research results and the introduction of major technical innovations to the broader production practices depends, on what „innovation” are we referring to and on the capacity of the users, the livestock farmers in this case but also the consumers, to recognise and appreciate new approaches and solutions. If research results fill a target well within given production systems (e.g. MOET in intensive dairy productions and intensified machine milking patterns in large dairy sheep units) and if they provide clearly tangible and society acceptable economic gains for the farmer, then they are *de facto* relatively quickly introduced as routine practices. On the other hand some valuable scientific advances remain for long, and correctly so, only „a contribution to the knowledge” of the livestock science sector but without any practical applications. There are also those „other” scientific advances that politics and short-term private interests want to impose without previously allowing the undertaking of in-depth evaluations of safety and risk, positive vs. negative, checks and balances; some of these are better left – at least for now – on the shelf until we understand truly and honestly what their influence could be to future human generations. At this stage I would class here GMO’s, growth hormones, antibiotics, feed contaminants etc. Finally, we must also think of those „new practices” imposed by the consumers’ wish and will without sufficient preliminary information availability; one could class in this group the excessive pressure for biological animal agriculture we face today and the push towards fully „industrial” production models.

At the same time, the professional level of knowledge of producers has, in general, significantly risen in the last half century, simultaneously with a major decrease of the rural population and in line with an increase of the average farm size and the measurable value of production. The new generation of European livestock farmers is endowed with better knowledge of the basic biological principles governing animal production and a reasonable command of informatics and technical know how. This could facilitate, if correctly used, the positive implementation of innovations with a basis of the new scientific application and ethical paradigms agriculture is facing: e.g. environmental conservation, animal welfare, quality and traceability of products; in short true quality of life. *In fine* my own humble opinion is that there is need for reasoned and reasonable application of

research results; in biology this is the only sensible and rational approach, while over hastiness could be counterproductive on the long run.

Over and above research, technical information circulation and support to academic training, EAAP's role has been and must remain the monitoring, updating and evaluation of livestock farming developments; it must also dare address all matters that have substantial implications to the sector's future without exclusion of any field of action, even the most contentious ones. The themes of the sessions of the recent Budapest meeting and the creation of the „After BSE Working Group” are a clear indication of this need in a rapidly changing world. *Naturally, we are not the ones to produce recommendations for Governments, but we are rather a thinking action tank that can evaluate situations and propose alternatives.*

The question is now if a venerable institution born and grown through more than half a century of ups and downs, successes and failures, but always remaining true to the stability obtained through voluntarism and the principle of service to the society can survive and still usefully serve in the actual context of a continuously and rapidly changing world where direct short-term monetary gain seems to be increasingly THE measure of value and success! Maybe it is the time to paraphrase President De Gaulle's motto „the reasonable do survive while only those that dare can live a full life” There must be a place in EAAP for everybody involved as was the case in the past; exclusion can only be counterproductive.

References

- Aumaitre, A. 2001. Opening speech, *Budapest Annual Meeting*
- de Boer, H., 1990. The EAAP: development and activities (in Dutch). In *Markante Ontwikkelingen* (Ed. R. D. Politiek). NZW, 27–36.
- Boyazoglu J., 1988. The European Association for Animal Production (in French). C. R. *Académie d'Agriculture de France*, 74 (5), 3–6.
- Boyazoglu, J., 1989. EAAP's interest in animal production in the tropics and subtropics (in Italian). *Proc. ASPA Symposium on research, training and development in animal production in the tropics and subtropics*, Rome, 5. 12. 1989, 9.
- Boyazoglu, J., 1993. Guest Editorial in EAAP News No. 17. *Livest. Prod. Sci.*, 36, 177–180.
- Boyazoglu, J., 2001. Interview during the 52nd EAAP Annual Meeting. *Magyar Állatorvosok Lapja*, XXIX (VI), August 2001, 2.
- Engeler, W., 1961. *10 Years of the European Association for Animal Production*. (in French, English and German.)
- Flamant, J.-C. 2001. *Personal comments*. (17/10/2001)
- Hambidge, G., 1955. *The story of FAO*. Published by D. van Nostrand, New York.

- Kállay, K., 1988. André M. Leroy, 1892–1978 (in French). *Livest. Prod. Sci.*, 18, 331–332.
- Hodges, J., 1999. Jubilee history of the European Association for Animal Production (1949–1999). *Livest. Prod. Sci.* 60, 105–168.
- Hodges, J., 2001. Editorial in EAAP News, no. 41. *Livest. Prod. Sci.*, 70, 241–279.
- Meyn, K., 1993. EAAP Task Force on the future of animal production in Eastern Europe. EAAP News No. 16. *Livest. Prod. Sci.*, 34, 299–300.
- Pedersen, H., 1970. Aims and activities of European Association for Animal Production and World Association for Animal Production. (in Spanish). *Zootechnica*, 21, 199–211.
- Roos, A., 1989. European Association for Animal Production: the first forty years. *Livest. Prod. Sci.* 22, 121–128.
- Weniger, H. J. and de Boer, H. (eds), 1974. 25 Years European Association for Animal Production. History and orientation to the future. (in French, English and German) *Livest. Prod. Sci.* 1, 235–381
- Zjalic, M. 2001. *Personal comments* (17/10/2001).

Annex 1

EAAP's National Membership

ALBANIA	Ministria e Bujqesise dhe Ushqimit
AUSTRIA	Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft
BELARUS	Academy of Agricultural Sciences of the Republic of Belarus
BELGIUM	Ministère des Classes Moyennes et de l'Agriculture
CROATIA	Ministry of Agriculture and Forestry
CYPRUS	Ministry of Agriculture and Natural Resources
CZECH REPUBLIC	Research Institute of Animal Production
DENMARK	Danmarks Jordbrugs Forskning
EGYPT	Egyptian Society of Animal Production
ESTONIA	Põllumajunduse Ministerium
FINLAND	Finnish Committee of EAAP
FRANCE	Association Française de Zootechnie
GERMANY	Deutsche Gesellschaft für Zuchtungskunde e. V.
GREECE	Hellenic Society of Animal Production

HUNGARY	Research Institute for Animal Breeding and Nutrition
ICELAND	Bændasamtök Islands
IRELAND	Department of Agriculture, Food and Forestry
ISRAEL	Ministry of Agriculture
ITALY	Comitato Italiano della F. E. Z.
JORDAN	Department of Animal Production (Ministry of Agriculture)
LITHUANIA	Ministry of Agriculture and Forestry
LUXEMBOURG	Comité National de Zootechnie
MOROCCO	Moroccan Association of Animal Production
NORWAY	The Norwegian Committee of EAAP
POLAND	Polskie Towarzystwo Zootechniczne
PORTUGAL	Services Nationaux de la Fédération Européenne de Zootechnie
ROMANIA	Société Roumaine de Zootechnie
RUSSIAN FEDERATION	National Committee of Russia on Collaboration with EAAP
SLOVAK REPUBLIC	Výskumný ústav živočíšnej výroby
SLOVENIA	University of Ljubljana, Biotehniška Fakulteta
SPAIN	Comité Español de Zootecnia
SWEDEN	Swedish National Committee of EAAP
SWITZERLAND	Schweizerische Vereinigung für Tierzucht
THE NETHERLANDS	Dutch Association of Animal Production
TUNISIA	Ministère de l'Agriculture
TURKEY	Ankara University, Faculty of Agriculture, Dept. of Animal Science
UNITED KINGDOM	British Society of Animal Science

Annex 2

Draft Statutes of the Proposed International Association for Animal Production (1939)

The aim of the International Association for Animal Production is to improve animal production technically and economically and to ensure efficient production for the needs of mankind.

- A world association should bring together animal scientists and practising animal breeders.
- People in each country are to be part of a national PC branch linked to the Association (National Associations).
- The exchange of ideas will be promoted by congresses and other types of meetings.
- A central agency will be created to ensure co-operation and co-ordination of significant issues.
- An international journal for animal production will be published.
- The Association will recognise only one branch per country.
- National branches should recruit members from the following three groups: representatives of breeding associations; scientists and teachers of animal production; representatives of the government involved in animal production.
- The General Assembly will consist of the representatives of the branches. The General Assembly will meet every three years and Extraordinary General Assemblies will meet if at least ten branches apply to the President of the Association in writing with reasons.
- Resolutions of the General Assembly are effective by majority. Each branch has one vote. The representative of the International Institute for Agriculture has one vote.
- The Board of Management will consist of one member from each branch and the Executive Committee of President, Vice-President, Secretary-General and two advisers.
- Members serve for three years in an honorary capacity. The Executive Committee is authorised to employ and dismiss the necessary technical and administrative personnel for the regular course of business.
- The finances of the Association are: annual fees from the branches; contributions, grants and legacies from „natural persons” and corporations; subscriptions for the international journal.
- Branches may be dismissed when failing to pay membership fees after three reminders from the Secretary-General.

Annex 3

The first 12 members of EAAP (1949)

Austria:	Ministry of Agriculture and Forestry, Vienna;
Belgium:	Ministry of Agriculture, Brussels;
Denmark:	Danish National Committee on Animal Production, Copenhagen;
France:	French Society for Animal Production, Paris;
Germany:	German Society for Animal Production, Stuttgart (West Germany);
Iran:	Ministry of Agriculture, Teheran;
Italy:	Italian Breeders' Association for the Italian Committee of the European Association for Animal Production, Rome;
Morocco:	Animal Husbandry Department, Ministry of Agriculture, Commerce and Forests, Rabat;
Netherlands:	Netherlands Society for Animal Production, The Hague;
Spain:	National Syndicate of Spanish Breeders, Madrid;
Switzerland:	Swiss Society for Animal Production, Zug;
Tunisia:	Animal Production Department. Ministry of Agriculture, Tunis.

AZ EURÓPAI ÁLLATTENYÉSZTŐK SZÖVETSÉGE, A VILÁG VEZETŐ ÁLLATTENYÉSZTÉSI ÉS TECHNOLÓGIAI TÁRSASÁGA, VÁLASZÚT ELŐTT

(rövidített változat)¹

Bevezetés

Az Európai Állattenyésztők Szövetségének (EAAP) gyökerei 175 évre nyúlnak vissza, ámbar valójában alig több mint 50 éve alakult. Szeretném áttekinteni ezt az időszakot abból a szempontból, hogyan fejlődött a társaság az őt körülvevő társadalmi és gazdasági környezetben, milyen volt a múltja, milyen a jelene, mik voltak gyengeségei és hányszor került válaszút elé. Különösképpen ki szeretnék térni a szövetség közép- és kelet-európai kapcsolataira, elsősorban Magyarország vonatkozásában.

Először is felhívom az Önök figyelmét a társaság pontos megnevezésére: *The European Association for Animal Production*. A FOR jelentősége abban áll, hogy az EAAP és tagsága a tenyésztésért, a tenyésztőkért, a fogyasztókért és egészében az állattermék-előállításért munkálkodik.

¹ Fordította: Papp Miklós

Az EAAP célja, tevékenysége és jelenlegi felépítése

Ellentétben a mi észak-amerikai testvérszervezetünkkel (ASAS), amely a magánszemélyek társasága, az *EAAP Európa és a mediterrán térség 37 országa nemzeti tagszervezeteinek regionális alapú „nemzetközi” szövetsége*.

A szövetség megalakításának ötlete 1947-ben vetődött fel, de valójában 1949-ben jött létre Párizsban a FAO patronálása mellett. Történelmileg az EAAP az első olyan szervezet, amelynek a FAO *speciális konzultatív* státust adott.

A tagszervezetek – országonként egy – képviselik a tudósok, egyetemi tanárok, szakemberek és tenyésztők, technikusok, kormányhivatalok, gazdálkodó szervezetek és ipari vállalkozások érdekeit.

Röviden az EAAP fő célkitűzései a következők:

- támogatja a kiemelkedő kutatásokat és a gyakorlati képzést;
- támogatja a fenntartható mezőgazdaságon belül az állattenyésztés és állati termelési rendszerek fejlődését;
- javítja az állattenyésztési ágazat technikai, közgazdasági és társadalmi feltételeit;
- segíti a szakmai erkölcsöt, a gazdasági állatok egészséges tartását és a falusi környezet megőrzését;
- ellenőrzi, megőrzi és a legjobbra teszi a természetes források használatát általában és az állatállományok biodiverzitását különösen;
- biztosítja a gazdaságok állati eredetű termékei származásának nyomon követhetőségét, kiváló minőségét és az emberi egészségre nézve kifogástalan voltát;
- biztosítja a fiatal kutatók és technikusok bevonását a szakmai munkába.

A szövetség szervezeti felépítését a következőkben foglalhatók össze:

- *közgyűlés*, amely az egyes tagszervezetek képviselőiből áll, és amely évente ülésezik;
- *tanács*, amely az elnökből és tíz tanácsadóból áll, akik 11 országból jönnek, és 4 évenként váltják egymást. Két olyan bizottság van, amelyet az EAAP egy-egy alelnöke irányít:
 1. Tudományos Tanácsadó Bizottság,
 2. Költségvetési Bizottság).
- a *tudományos bizottságok* (ez idő szerint 8) foglalkoznak az állattenyésztés speciális tudományos, technikai és közgazdasági kérdéseivel. A nyolc bi-

- zottság tématerületei: állatgenetika, tartás- és állategészségügy, takarmányozás, élettan, szarvasmarha-, ló-, sertés-, juh- és kecsketenyésztés;
- *könyvszakértői bizottság*, amely függetlenül ellenőrzi a társaság pénzügyeit;
 - *titkárság*.

Van még néhány speciális munkacsoport (jelenleg 13), amelyek közül 5 közvetlenül a tanácstól függ.

A szövetség minden évben négynapos éves közgyűlést tart, amelyen mintegy 800 beszámoló hangzik el. A társaság szponzorai és társszponzorai számos speciális szimpóziumot tartanak.

Az EAAP-nak aktív publikációs és tudományos technikai információs politikája van, amelyet most *Rafai Pál* felügyel. Ez a politikaszolgáltatás a tagság felé és teljesen önkéntes alapon működik.

Ide tartozik:

- *Livestock Production Science* szakfolyóirat, amelyet az Elsevier ad ki, és amely a Társaság hivatalos tudományos lapja 1974 óta (évenként 4 szám);
- az *EAAP Newsletter*, amely az aktuális vélemények cseréjének médiuma (3 kiadvány évente);
- az *EAAP Scientific Series*, amely kutatócsoportok, szimpóziumok gyűjteményes kiadványait stb. tartalmazza (mintegy 110 publikált kötet a mai napig);
- az *EAAP Technical Series* (első kiadványa 2001-ben jelent meg);
- a *Dictionary of Animal Production Terminology*, amely az Elsevier-től CD-n is beszerezhető.

Fentiekén kívül a szövetség egyes kiváló speciális kiadványokat más nemzetközi szervezetekkel (pl. FAO, ICAR, CIHEAM, WAAP) történő együttműködés keretében is megjelentethet. Az európai állattenyésztés válságos pillanataiban a szövetség a helyzet globális és semleges szempontok szerinti értékelése céljából speciális tanulmányokat és az akciócsoportok munkáját ismertető könyveket ad ki.

Az első „válaszutak”

Az EAAP alapítói különféle választási lehetőségeket vettek figyelembe a „nemzetközi szervezet” létrehozásánál; egy olyan tudományos felsőoktatási társaságot kívántak alapítani, amelyik a nemzeti törzskönyvekhez és tenyésztő társaságokhoz kapcsolódik, de ugyanakkor speciális kormányközi

szervezet, amely jelzi és elemzi az állattenyésztési ágazat fejlődését; illetve mindhárom vagy sokkal több szempont ötvözete.

Egy páneurópai „nemzetközi” állattenyésztési társaság létrehozásának elképzelése már az 1900-as évek elején felmerült. Már 1906-ban sor került Halle-ban a német nyelvű országokból jött állattenyésztő kutatók társaságának találkozójára, majd az első nemzetközi állattenyésztési kongresszusra 1910-ben Brüsszelben, ezután a Lyoni Állatorvosi Főiskola megalapításának jubileumi megünneplésére 1912-ben Lyonban, Franciaországban. Azonban az álmom megvalósítására az első világháború kitörése miatt nem került sor.

A két világháború közötti időszakban egy nemzetközi állattenyésztési társaság létrehozásának igénye még inkább nőtt, főleg az élő állatok és mezőgazdasági termékek külkereskedelme, a nemzeti kormányzati tenyésztő szervezetek szabályai, az első, már általánosan elfogadott állat- és növényegészségügyi rendszabályok és megállapodások könnyebb elfogadtatása érdekében.

Az első világháború után a második nemzetközi kongresszust 1923-ban a hollandiai Scheveningenben tartották 400 résztvevővel, a kongresszusi kiadvány (*Proceedings*) több, mint ezer oldal volt. Már akkor javasolták Nemzetközi Központi Állattenyésztési Iroda felállítását úgy, hogy kapcsolódjon a Nemzetközi Mezőgazdasági Intézethez (IIA), amelyet már évtizedekkel korábban megalapítottak a Villa Borghese-ben, Rómában.

A harmadik nemzetközi kongresszus az állattenyésztési tudomány tárgykörében 1930-ban volt a belgiumi Liège-ben. Ez jelentőségében messze elmaradt az első két kongresszusétól.

Az 1930-as évek elején azonban egy rendkívül fontos, előrevívő magyar kapcsolat jött létre a IIA-val Rómában, miután dr. Kállay Miklós mezőgazdasági miniszter kiküldte dr. Moskovits Istvánt, aki szakismerete alapján az állattenyésztési kiadványok szerkesztője lett az intézetben. Itt talált rá Moskovits az intézet iratai között a European Assotiation for Animal Production (EAAP) létrehozásának javaslatára, amelyet az 1923-as hollandiai kongresszus az IIA-nak megküldött. E felfedezés ösztönözte Moskovitsot, hogy javasolja egy negyedik nemzetközi állattenyésztési kongresszus létrehozását 1937-ben, ami az ő hosszas és fáradtságos előkészítő munkája után végül is csak 1939-ben Zürichben valósult meg. A kongresszus főtitkára dr. W. Engeler, a Svájci Barna Szarvasmarha Törzskönyvi Felügyelőség igazgatója lett. Ő élesztette fel újból a páneurópai állattenyésztési társaság létrehozásának kérdését. Engelernek – aki gyakorló szakember volt és közvetlenül részt vett a tenyésztőknek és termelőknek nyújtott szolgálat biztosításában – köszönhető ennek az elképzelésnek alapos

előkészítése, amely nélkül a későbbi kísérletek kudarcba fulladtak volna; ő volt a kezdeményezés hajtóereje.

A második világháború ismét megakadályozta az EAAP létrehozását, de a háború utáni első találkozón, 1947-ben az alapítás ügye ismét napirendre került.

Az EAAP megalapítása; a FAO-kapcsolat

1945 októberében alakult meg a FAO az ENSZ keretében, majd 1947-ben Washingtonból Rómába költözött. A Villa Borghese-ben székelő IIA túlélte a háborút. Dr. Moskovits újra ebben az intézetben dolgozott és ismét kezdeményezte a EAAP alapítását. Minthogy a FAO kormányok közötti szervezetként alakult, úgy gondolták, jobb lenne egy új nemzetközi állattenyésztési társaság, amely a FAO-n keresztül jönne létre és nem-kormányzati szervezetként működne. Röviddel azután, hogy a FAO Rómába költözött, az IIA csatlakozott hozzá és Moskovits is FAO-tisztviselő lett, ill. folytatta munkáját az EAAP létrehozása érdekében.

A következő, immár 5. Nemzetközi Állattenyésztési Kongresszust 1947-ben ismét Zürichben tartották. Ezen 305 egyetemi oktató, kutató, gyakorlati állattenyésztő és kormányzati tisztviselő vett részt, valamint tíz képviselő a lassan fejlődő magánszférából. A kongresszus levezető elnöke ezúttal is dr. Engeler volt. A résztvevőkben az a vélemény alakult ki, hogy az EAAP a FAO kiegészítő szervezete lehetne.

Az új szövetség szervezeti szabályzatának pontjai a következőkben foglaltak össze:

- Az Állattenyésztők Nemzetközi Szövetségének európai alapon kell létrejönnie. A világszervezet létrehozása későbbi lehetőség.
- A szövetség ne kormányzati legyen, és a tagság a nemzeti állattenyésztési társaságokon alapuljon.
- A szövetségi tevékenységben résztvevők a kutatók, tenyésztők és adminisztrátorok.
- Az Előkészítő Bizottság Belgium, Dánia, Franciaország, Magyarország, Hollandia és az Egyesült Királyság nemzeti állattenyésztési társaságainak képviselőiből álljon.
- Az EAAP titkársága a FAO Európai Irodájába, Rómába kerüljön és dr. Moskovits legyen a felelős az Előkészítő Bizottság összehívásáért. *Ezt a pontot átnyújtották a FAO-nak jóváhagyás végett.*

- Az Előkészítő Bizottság készítse el az alapszabály vázlatát és nyújtsa át a Választási Gyűlésnek, amely 1949 novemberében jöjjön össze Párizsban, az Állattenyésztők Nemzetközi Kongresszusának soron következő ülése alkalmából.

Ezt követően az Előkészítő Bizottság és a FAO illetékes hivatali szervei 1948–49-ben több ízben tanácskoztak (Milánó, Párizs, Róma), míg végül a FAO jóváhagyásával elkészült a fenti alapítási vázlat. Az EAAP létrehozatalára vonatkozó indítvány szövegét négy nyelven – franciául, angolul, olaszul és németül – készítették el, és a FAO küldte el az érdekelt országoknak. Az EAAP ezután hivatalosan is megalakult 1949 novemberében, Párizsban az 5. Nemzetközi Állattenyésztési Kongresszuson. A hivatalos dokumentumokat az alapító tagországok a külön e célra összehívott UNESCO-ülésein írták alá.

A szövetségnek 12 alapító tagja volt, de hiányzott Közép- és Kelet-Európából Magyarország, Jugoszlávia és Csehszlovákia, három olyan ország, amelyek korábban igen tevékenyen részt vett az előkészítő munkában. Ez a tény is bizonyította az egyre növekvő politikai távolságot Kelet és Nyugat között abban az időben.

John Hodges mondta az EAAP 50 éves jubileumi ülésén 1999-ben:

„...Amit legjobban ki szeretnék emelni az az, hogy az EAAP legnagyobb és legjelentősebb tevékenysége Európa politikai kettéosztottsága sötét éveiben az volt, hogy hidat építsen Európa két részének szakemberei között és szolgálja Európa és a mediterrán országok állattenyésztését minden hátsó gondolat és minden bonyodalom nélkül. Az EAAP mindig azon volt, hogy segítsen utat nyitni a kapcsolatok és a barátság kialakulásának a kutatók és az egyetemi oktatók között, megkülönböztetés nélkül.”

A '90-es évek: várjunk és figyeljünk vagy játsszunk aktív szerepet?

A berlini fal leomlása új és nagyon különböző kor kezdetét jelentette a világtörténelemben. Amint azt dr. Gergácz Elemér magyar földművelésügyi miniszter mondta 1991-ben az EAAP budapesti kerekasztal-konferenciáján: *Európa elindította az egyesülés, a társadalmi, gazdasági és életszínvonal emelkedés folyamatát, hogy ugyanakkor csökkentse az országok közötti különbséget.*

A kezdeti optimizmus és a gyors eredmények reménye azonban nagyon hamar a szomorú valóság szintjére zuhant. Az országok közötti és az országokon belül

li különbségek növekedtek. Az átmenet folyamatát a központilag tervezettől a piacorientált gazdasági rendszerek felé, követte az Európai Unió felé való elmozdulás kívánsága, amely az érdekelt országok állattenyésztési szakembereit nehéz és ismeretlen helyzetek elé állította. A mezőgazdasági termelés és fogyasztás hanyatlani kezdett, a kutatás költségvetése és más pénzügyi források megfeleződtek vagy éppen megszűntek. *„A gulyák megtizedelődtek, a hús- és tejtermelés, valamint a fogyasztás 50%-ára esett annak, ami korábban volt”* – mondotta Jean Cloude Flamant nemrégiben. Számos kollégánknak állás után kellett néznie.

Az EAAP az első volt azok között, akik megpróbálták a szerkezeti és szervezeti helyzet hibáit meghatározni. Az adott lehetőségek között megkíséreltük a legjobbat tenni, míg mások csak vártak vagy a mélyvízbe ugrottak. – Később egyre könnyebben lehetett pénzügyi támogatásokhoz jutni.

Az EAAP 1990-es toulouse-i éves közgyűlésén az érdekelt közép- és kelet-európai országok az állattenyésztésre vonatkozó átmenet megoldásaira kerestek és kértek tanácsot. – Kezdetben az EU, a Világbank és az ISNAR, valamint több más szervezet érdeklődni látszott a problémák megoldása iránt.

A Kormányzó Bizottság irányította a tevékenységet. Nemi segítség érkezett a FAO-tól és a német főhatóságoktól. Sajnos az EAAP munkáját nem nagyon segítették az igen fontos 1991–2001-es átmeneti időszakban azok a nemzetközi pénzügyi szervezetek, akik elvállalhatták volna a közép- és kelet-európai országok (CEEC) támogatását. Talán az is baj volt, hogy az EAAP szervezete túlságosan tudományos, túlságosan idealista vagy túlságosan független volt. Jól emlékszem arra a hitetlenségre, amellyel a FAO fogadta a mi javaslatunkat.

A EAAP Feladat Csoport – amelyet később az EAAP-CEEC Kapcsolati Csoportjának hívtak – 4 nagyobb kerekasztal-értekezletet, 23 munkacsoportot és számos ad hoc találkozót szervezett, hogy elősegítse az átmenet folyamatát. Több mint 20 fontos technikai kiadványt jelentettek meg az elmúlt 10 év alatt a FAO-val és a CEEC-tagok szervezeteivel együttműködve. Közöltük a CEEC-országok tapasztalatait, köztük a gazdasági reformokat és a nyugat-európai gyakorlat alkalmazhatóságát. Javaslatokat tettünk nemzeti, regionális és nemzetközi vonatkozásban. Cikkek és esettanulmányok jelentek meg olyan technikai eszközök prioritásaira vonatkozólag, mint az állatazonosítás, a kutatás szervezeti és pénzügyi menedzselése, tenyésztési stratégiák, az állati eredetű termékek minősége és azonosítása, az állattenyésztési gazdaságok beruházása, a fehérjetartalmú állati tápok hozzáférhetősége és bekerülési költsége stb. Némelyik kiadvány nemzeti szintű, gyakorlatilag alkalmazható politikai megoldásokat is tartalmazott.

Ámbár a készpénz többnyire nem állt rendelkezésre, végül is 2001-ben a BABROC EU-végrehajtási terv megvalósult, ez fogja segíteni – bízunk benne – az uniós tagjelölt országok szarvasmarha-tenyésztését és szolgáltatási szervezeteit a jobb magánosítási megoldások és ismeretek elsajátításában.

A magyar kapcsolatok

Nincs még egy olyan ország, amely annyit tett volna az EAAP-ért, mint Magyarország. Többek között három sikeres közgyűlést rendezett (1970, 1986 és 2001); mindhárom sorsdöntő volt a szövetség történetében.

Amint arról az előzőekben szó volt, Moskovits történelmi szerepet játszott az EAAP megalakulásában. Lehetett volna az EAAP első főtitkára, de ő szívesebben dolgozott a FAO-nál. 1947-ben Horn Artúr professzort kérték fel, hogy segítsen Leroy professzornak, az EAAP első elnökének. Leroy javaslatára egyhangúlag Horn Artúrt választották meg az EAAP főtitkárának, azonban a magyar kormány nem engedte meg, hogy ezt a pozíciót elfogadja, sőt még azt se, hogy az EAAP tagja legyen. Az EAAP megalakulásakor a főtitkári megbízást végül is 1949-ben elvállaló dr. Holger Aersøe dán professzor egy év után lemondott és ekkor ismét Moskovits volt az, aki megbecsült magyar szakembert ajánlott dr. Czakó József személyében, aki korábban Rómában volt diplomata és éppen várta az USA-beli vízumát. Így ő csak 2 hónapig (1951. január 1.–március 3.) töltötte be az EAAP főtitkári állását. Ezt követően, ismét elsősorban a nyelvtudás alapján, Moskovits dr. Kállay Kristófot, a több nyelven beszélő diplomatát ajánlotta a főtitkári posztra. Kállay Kristóf – a korábbi magyar miniszterelnök, Kállay Miklós fia – végleg eljött Magyarországról a kommunizmus hatalomra jutása után. Kállay Kristóf két cikluson át volt az EAAP főtitkára (1951–1967 és 1978–1986).

Az 1970-es kongresszus tagnak jelölte Horn Artúrt és Keserű Jánost, az 1986-os kongresszus pedig újból Keserű Jánost és mint új tagokat Fésüs Lászlót, Gundel Jánost, Hajas Pált. A 2001-es kongresszus Fésüs Lászlót, Rafai Pált, Gundel Jánost, Demeter Jánost és Bányai Júliát választotta az EAAP tagjának. Ez elmúlt években az EAAP tanácsába és tudományos bizottságaiba javasolták bevonni többek között Dohy Jánost, Rafai Pált, Horn Pétert, Bodó Imrét, Fésüs Lászlót, Gundel Jánost és Kukovits Sándort.

Az EAAP a változó világban

„Vajon megállja-e a helyét a 21. században a 20. század közepén létrejött EAAP?” – tette fel a kérdést John Hodges, az LPS Newsletter kiadója. – „Ma Európa más, mint az 1949-es kontinens. Külső erők sok mindent megváltoztattak. Melyek ezek? A politika, a tudomány, a gazdaság, a környezet, a törvény, a struktúra, a kereskedelem, a demográfia és az etika. Az EAAP is megváltozott az elmúlt 50 év alatt, de általában csak az állattenyésztésen belüli változásokra reagált. Vajon az EAAP a jelenlegi formájában tudja-e továbbvállalni vezető szerepét és szolgáltatát, felkészült-e az állattenyésztésre is nehezedő további külső erők fogadására?”

A változás jelenleg leginkább társadalmi jellegű. Ez a nyugtalanság éppúgy mutatkozik a vakmerő, mint az új életstílustól vonakodó emberekben is. Az európai társadalmak többsége, amely korábban szociális, gazdasági és kulturális korlátok között élt, ma mentes az ilyen hagyományos folytonosságtól.

John Hodges szerint *„ezt a kihívást a szerep újraértékelésére örököljük és az új lehetőségekhez való alkalmazkodás nem korlátozódik az egyénekre”*. Az intézmények ugyancsak szembe kell nézniük a kihívásokkal, miközben a társadalmi-gazdasági környezet megváltozik, bár általában lassabban reagálnak, mint az egyének. Az intézmények, beleértve az EAAP-ot is, közös érdekekkel bíró emberi közösségek. Nyilvánvalóan sokan azt hiszik, hogy most van az ideje küldetésünk és céljaink, a tudomány és technológia átfogó újraértékelésének, nem szólva a radikális módszertani változásokról.

Miközben én nem vitatkozom ezzel az óhajjal, az a véleményem, hogy rendkívül óvatosnak kell lennünk, hogy ne akarjunk változásokat a változás kedvéért, hogy elkerüljük a nemzeti tagszervezetek lehetséges belső problémáinak átvitelét az EAAP-ba. Körülöttünk minden gyorsan változik, de nem mindig szükségképpen a jó irányban.

Ha az EAAP nem felel meg a növekvő elvárásoknak a környezetvédelmet és a biodiverzitást illetően, ha nem ismeri fel a szociális, etikai és állatvédelmi szabályokat és értékeket, ha nem törődik a termékek minőségével, azok egészséges voltával, eredetével és nem törekszik bekapcsolódni és integrálódni az állattenyésztést érintő ipari szektorba, a vesztes oldalon lesz és egyre kevésbé fogják elismerni és megismerni.

Más részről meg kell értenünk és el kell fogadnunk, hogy a kutatási eredmények átvétele és a legjobb technikai újítások bevezetése a széles termelési gyakorlatba elkerülhetetlen. Fontos, hogy azt az innovációt, amelyet ajánlunk, ne csak a felhasználók és állattenyésztők fogadják el, hanem a

fogyasztók is ismerjék és értékeljék az új módszereket és megoldásokat. A módszereket, innovációkat sokoldalúan ki kell próbálnunk, mielőtt döntünk a sorsukról. Sok kutatási eredmény így is csak „hozzájárulás az ismeretekhez” szinten marad az állattenyésztés tudományában. A dolgok jelen állása mellett humánegészségügyi szempontból idesorolnám a GMO-kat, a növekedési hormonokat, antibiotikumokat, takarmány-kiegészítőket stb. Hasonlóképpen ide tartoznak az állati biotermékek vagy a teljesen „iparosult” termelési módok.

Ugyanakkor a tenyésztők szakmai tudásszintje általában szignifikánsan emelkedett az elmúlt fél évszázadban, míg a falusi lakosság száma nagymértékben csökkent a gazdaságok méretének és a termelési érték egyidejű növekedése mellett. Az európai állattenyésztők, gazdák új nemzedéke az állati termelésre vonatkozó alapvető biológiai tudásnak, az informatikai és technikai módszereknek magasabb ismereteivel rendelkezik, mint a korábbi generációk. Ez megkönnyíti, ha megfelelően használjuk, az innovációk bevezetését, különös tekintettel a környezetvédelemre, az állati egészségvédelemre, az állati termékek minőségére, eredetigazolására stb.

Természetesen mi a kormányoknak nem javaslatokat „gyártunk”, hanem inkább átgondoljuk, értékeljük a helyzetet, alternatívákat ajánlunk. Az elmúlt fél évszázad minden eredménye és hibája mellett is úgy érezzük, hogy a társadalmat megfelelően szolgáljuk és ezen az úton – a tudomány eredményeit felhasználva – kell továbbmennünk a jövőben is. *De Gaulle* elnök mottójával „*ésszerű, hogy azok éljenek tovább, akik mernek és tudnak teljes életet élni*”. Mindenkinek ott a helye az EAAP-ben, úgy mint a múltban is; kivéve azokat, akik a haladás ellen vannak.

Harnos Zsolt

AZ MTA RENDES TAGJA

MEZŐGAZDASÁGI RENDSZEREK MODELLEZÉSÉNEK NÉHÁNY PROBLÉMÁJA

Elhangzott 2002. október 21-én

Az elmúlt öt évben, levelező taggá történt választásom óta, több területen jelentős változás állt be a mezőgazdasági rendszerek vizsgálata terén, ami nagyrészt abból fakad, hogy az ágazatban nincs pénz, s így nincs hajtóerő. Tíz-tizenkét évvel ezelőtt a biometriai kutatások 40-50%-át az agrárágazattal összefüggő biometriai kutatások tették ki, ma már ez az arány a 10%-ot sem éri el a 2002-es Nemzetközi Biometriai Konferencia (Freiburg) tükrében.

Ezzel szemben az orvosi, gyógyszerészeti kutatások támogatására nagyon jelentős iskolák alakultak ki. Sajnos Magyarország e téren sem mutat előrelépést. A szimulációs modellezés terén lassú fejlődés figyelhető meg, ám ezek a kutatások csak részben sorolhatók az agrártudományokhoz, legalább annyira biológiaiaknak tekinthetők. Új területek nyílnak a biotechnológiai, genetikai vizsgálatoknál, amelyeket sok esetben nemzetközi összefogással, nagyobb kutatóintézetekben művelnek. Az érdeklődés változatlanul nagy az úgynevezett globális problémák iránt, melyek közül kiemelném a klímaváltozást és annak hatását a növénytermesztésre. A kutatások e téren is rendszerint nemzetközi összefogással folynak. Új kutatási irányként lehet említeni a precíziós gazdálkodás problémakörét, amit tekinthetünk az informatikai technológiára alapozott gazdálkodásnak is.

Előadásomban négy kérdéskörrel foglalkozom, amelyek sok szempontból összefüggnek egymással. A négy témakör:

- klímaváltozás és annak lehetséges hatása a növénytermesztésre,
- kockázatelemzés,
- fenntartható növénytermesztés (sustainability),
- a precíziós mezőgazdaság agrárinformatikai problémái.

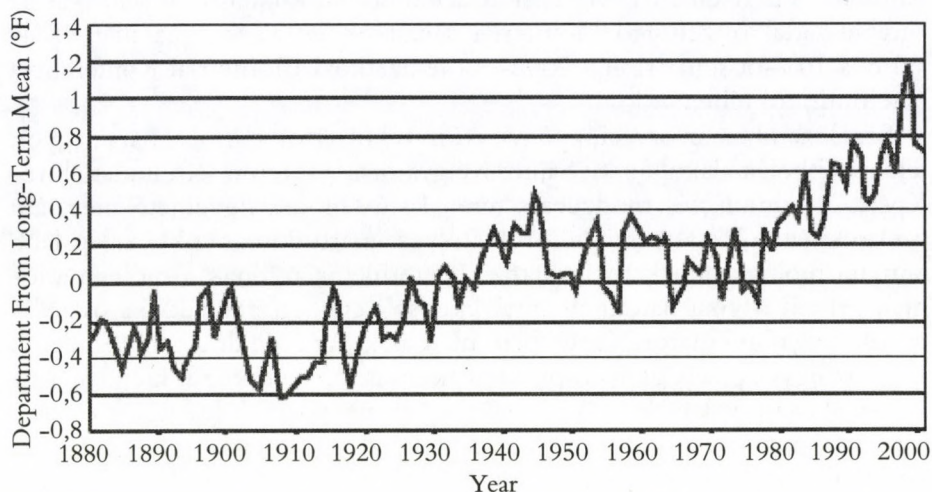
Klímaváltozás és annak lehetséges hatása az agroökológiai potenciálra

A klímaváltozással összefüggő kutatásokat 1993 és 2000 között egy nemzetközi kutatócsoport keretében folytattuk a CLAIRE és a CLIVARA projekt keretében [11], [17]. Klímaváltozás alatt globális felmelegedést értenek, amit két oldalról lehet megközelíteni:

- tapasztalati megfigyelések és
- modellszámítások alapján.

Tapasztalati megfigyelésekre támaszkodva nagyon keveset mondhatunk, mert

Global Temperature Changes (1880–2000)



Source: U.S. National Climatic Data Center, 2001

1. ábra

- klímaváltozással csak az 1970-es évek közepe óta foglalkoznak, ezután építettek ki egy megfigyelőhálózatot, s elemzik a mérési eredményeket;
- a leghosszabb meteorológiai idősorok is csak 200–250 évesek, ami földtörténeti mércével mérve elhanyagolható hosszúságú.

Történeti feljegyzések vannak extrém időjárású periódusokról (aszály–éh-ínség), de ezekből sem lehet messzemenő következtetéseket levonni.

Az éves ingadozást és változást szemlélteti az 1. ábra.

Egyes klimatológusok szerint a klímaváltozás nem sima folyamatként „fog” bekövetkezni, hanem azt az időjárási anomáliák gyakoriságának és amplitúdóinak a növekedésében fog realizálódni. Erre utaló megfigyelések vannak az elmúlt egy-két évtizedben.

A WMO-jelentés szerint az 1990-es évtized volt a legmelegebb dekád, s a négy legmelegebb évben a hőmérséklet

1998	+ 0,58 °C
1997	+ 0,44 °C
1995	+ 0,38 °C
1990	+ 0,35 °C

volt az átlag fölött.

Az időjárási anomáliák gyakorisága és intenzitása is megnőtt. Gondoljunk csak az utolsó évek eszézeire, hurrikánjaira és száraz időszakaira!

Természetesen itt is csak nagyon rövid idősorok állnak a rendelkezésünkre összehasonlító elemzés céljára. Ha a tapasztalat alapján ilyen kevés pozitív eredmény mutatható fel, akkor kérdés, hogy milyen alapon beszélhetünk klímaváltozásról, sőt azon túlmenve, annak lehetséges környezeti hatásairól. Itt lép be a modellezés, ami nélkül a klímaváltozásról lényegében semmit sem tudnánk mondani.

Nem kívánok foglalkozni a klímaváltozást leíró úgynevezett Globális Cirkulációs Modellekkel, nem az én területem, csak annyit jegyzek meg, azon alapulnak, hogy a légkörben növekedik az úgynevezett üvegházhatású gázok (CO₂, aerosol stb.) koncentrációja, ami megváltoztathatja a légkör által elnyelt és a Földről visszaverődő energia egyensúlyát, s ez okozza a fölmelegedést, illetve magának a légkör dinamikájának a megváltoztatását.

Fogadjuk el hipotézisként, hogy lesz klímaváltozás! Az elemzésekhez napi bontású idősorok állnak rendelkezésre, amelyeket részben a UK Meteorológiai Szerviz modellszámításai, részben a LARS Weather Generator szolgáltatja, ami sztochasztikus szimulációval vetíti ki a jelenlegi időjárási viszonyokat az előre jelzett időszakokra [12].

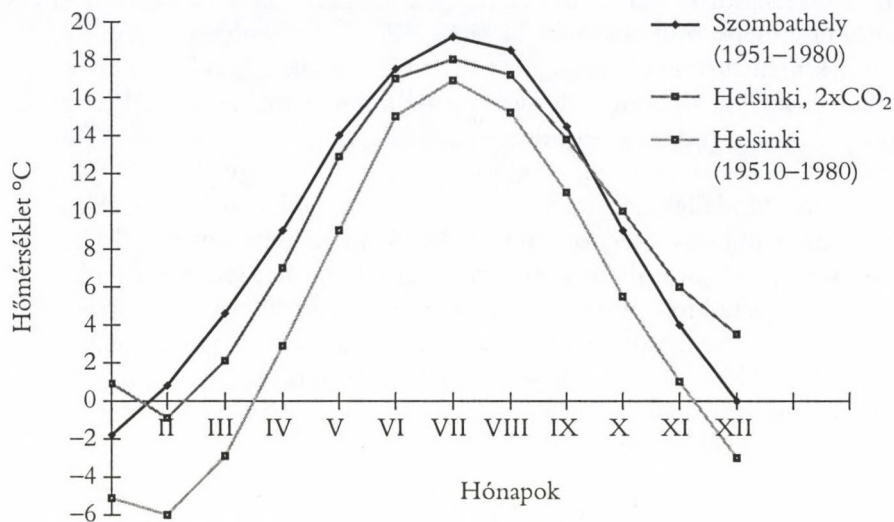
A kutatásokhoz, illetve a klímaadaptációhoz Debrecen és Győr meteorológiai idősorait használtuk. A Debrecenre készült számításokat szem-

lélteti a 2. ábra negyedéves bontásban. Az ábrákon a GCM I és GCM II a 2030-as és 2060-as középpontú dekád átlagát jelenti.

Debrecen csapadék mm-ben						Debrecen átlaghőmérséklet °C-ban					
	I-III. hó	IV-VI. hó	VII-IX. hó	X-XII. hó	Éves átlag		I-III. hó	IV-VI. hó	VII-IX. hó	X-XII. hó	Éves átlag
1951-1991 átlag	96	179	155	126	556	1951-1991 átlag	0,9	15,2	18,9	5,1	10,0
Minimum	39	80	35	43	321	Minimum	-3,3	13,2	16,7	2,8	8,8
Maximum	208	333	376	272	950	Maximum	4,2	16,8	21,2	8,2	11,8
GCM						GCM					
I. időszak	160	170	90	150	570	I. időszak	4,1	16,3	20,4	7,0	11,9
II. időszak	130	190	150	155	625	II. időszak	5,6	17,1	21,8	9,1	13,4

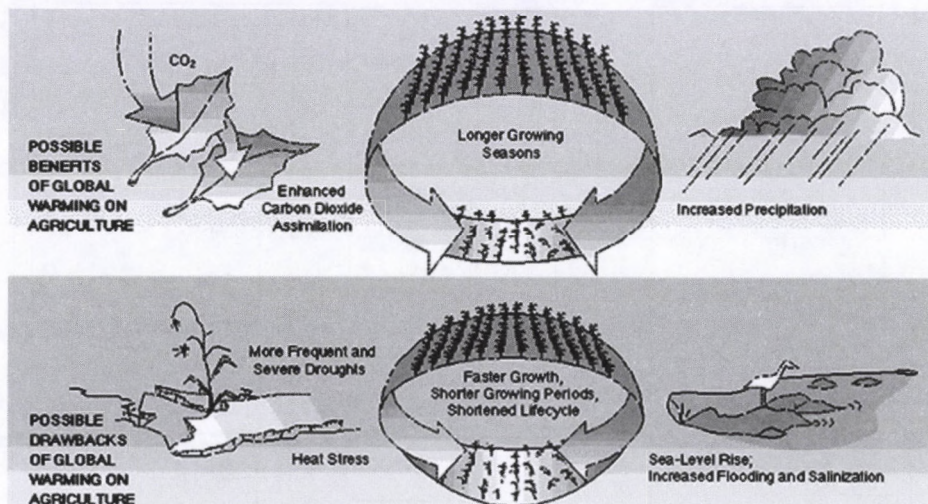
2. ábra

A számok önmagukban nem sokat mondanak, de a változások érzékeltetésére tekintsük a 3. ábrát, amely azt mutatja, hogy a számítások szerint a CO₂ megduplázódása esetén Helsinkiben olyanok lesznek a hőmérsékleti viszonyok, mint a Dunántúl nyugati részén volt a 20. század második felében.



3. ábra

Ha nagy leegyszerősítéssel megállapításokat akarunk tenni arra vonatkozóan, hogy milyen hatásai lehetségesek a klímaváltozásnak a növénytermesztésre, akkor a Scientific American ábrájára kell utalni (4. ábra):



Possible benefits and drawbacks of climate change on agriculture, based on an illustration in Scientific American, March 1994.

4. ábra

Természetesen ez nem ilyen egyszerű, amint azt a CLIVARA projekt keretében folytatott kutatás összefoglaló folyamatábrája szemlélteti. (5. ábra) [15]

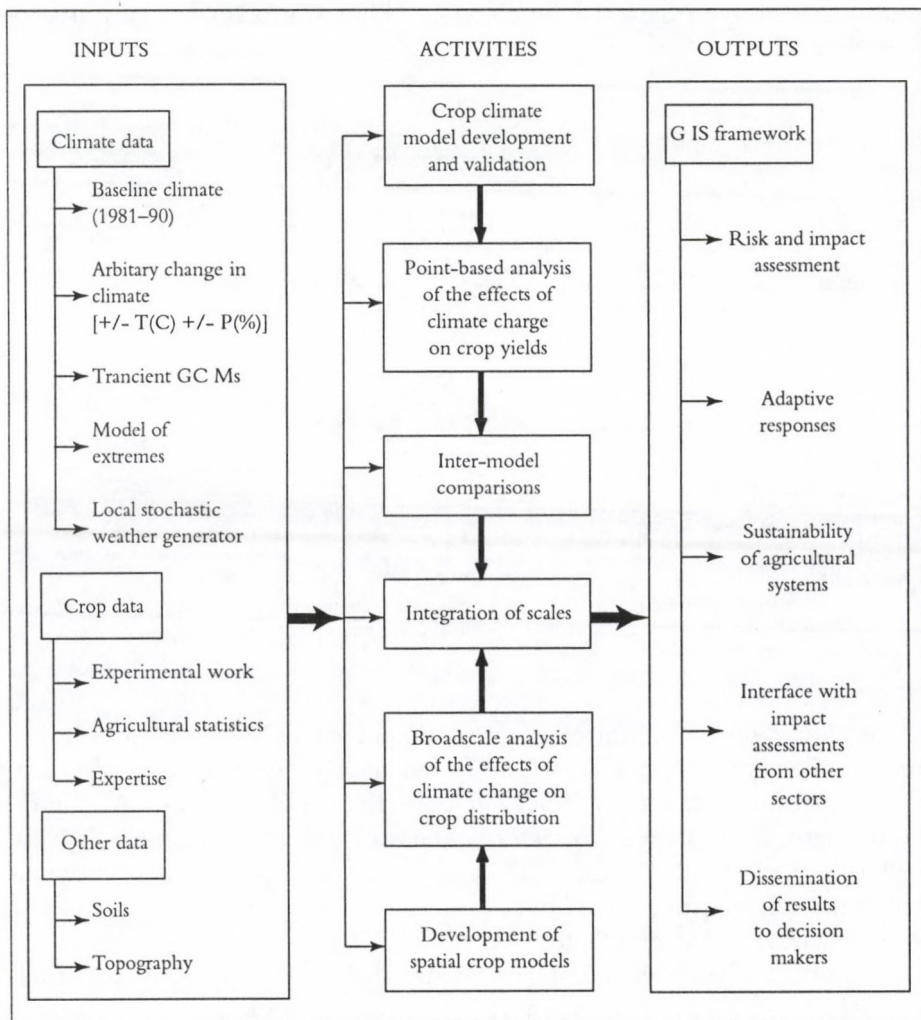
Előadásomban nagyrészt ehhez a felépítéshez fogok igazodni. Az ábráról leolvasható, hogy nagyon összetett kutatásról van szó, melynek alapvető célkitűzése az volt, hogy meghatározzuk a várható hozamokat az előrejelzett klímaváltozás függvényeként.

Erre három módszer adható:

- fitotronokban, üvegházakban „szimulálják” a várható környezeti feltételeket, s a mért eredményekből következtetnek a „jövőre”;
- szimulációs modellekkel írják le a növények fejlődését, amelyeknek az inputját a klímaszcenáriók alkotják;
- statisztikai elemzések, területi analógia alapján következtetnek a várható változásokra.

Kutatásaink során a szimulációs technikát és a statisztikai modellezést alkalmazzuk, de kísérleteket végeznek az MTA MGKI fitotronjában is. A statisztikai elemzésekkel kapott eredményeket foglalja össze a [16] tanulmány, míg a szimulációval nyert eredményeket mutatja be többek közt a

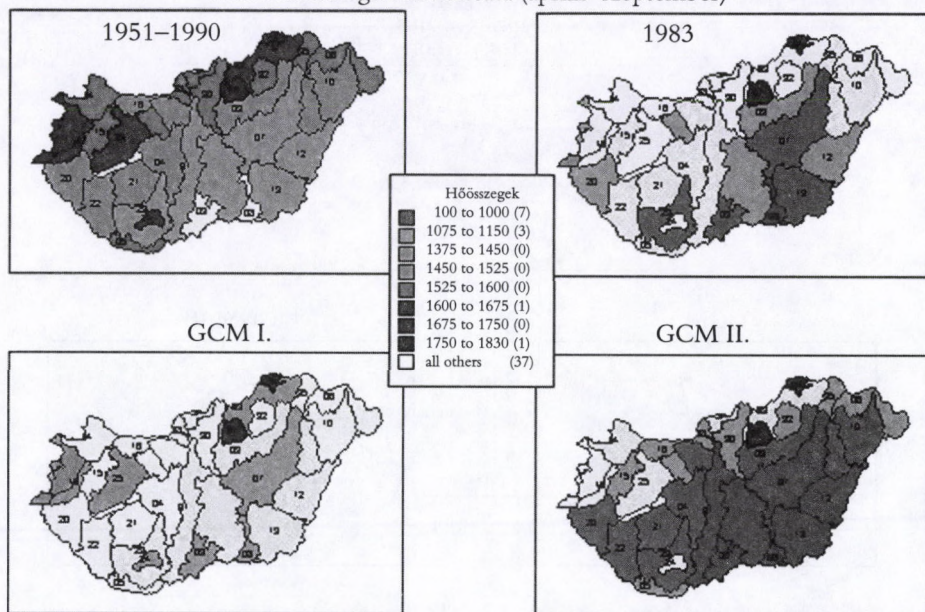
PROJECT APPROACH



5. ábra

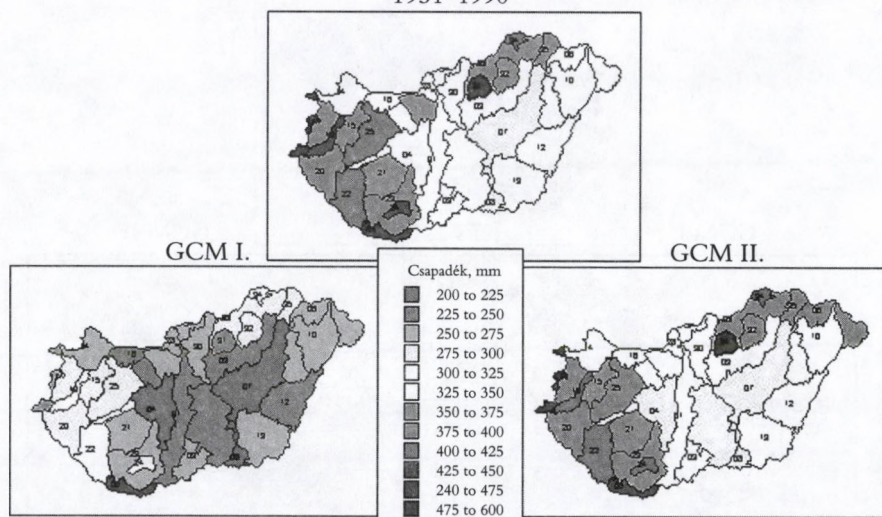
[17]. Statisztikai elemzéseket búzára és kukoricára végeztünk. Az eredményeket néhány ábra és táblázat segítségével mutatom be. Mielőtt ezt megteszem, a fontosabb meteorológiai változásokra mutatnék rá. Kukorica és búza várható hőösszeg- és csapadékfeltételeit mutatják a 6-9. ábrák.

Aktív hőösszegek kukoricára (április–szeptember)



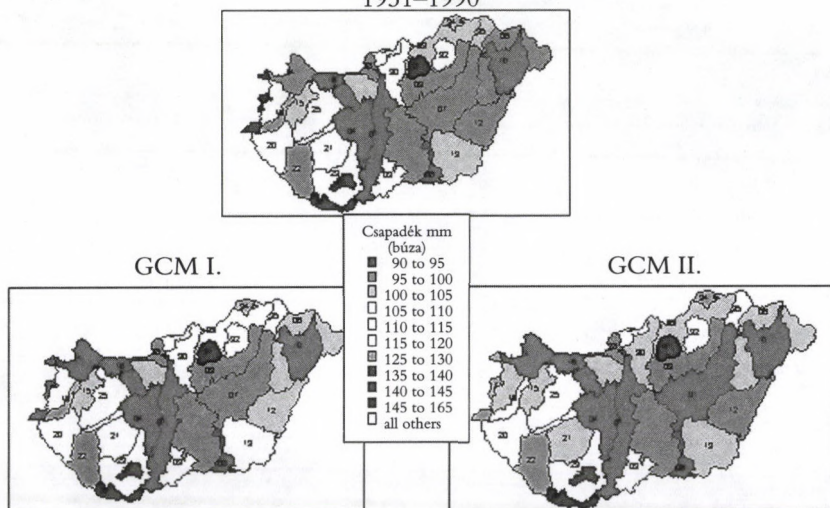
6. ábra

Nyári (április–szeptember) csapadékösszegek előrejelzett értékei Magyarországon
1951–1990



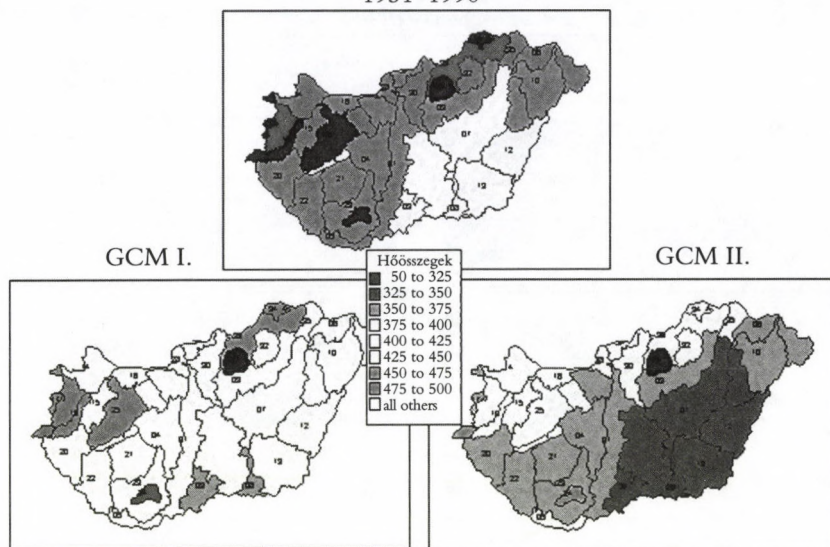
7. ábra

Csapadékösszegek búzára
április–május
1951–1990



8. ábra

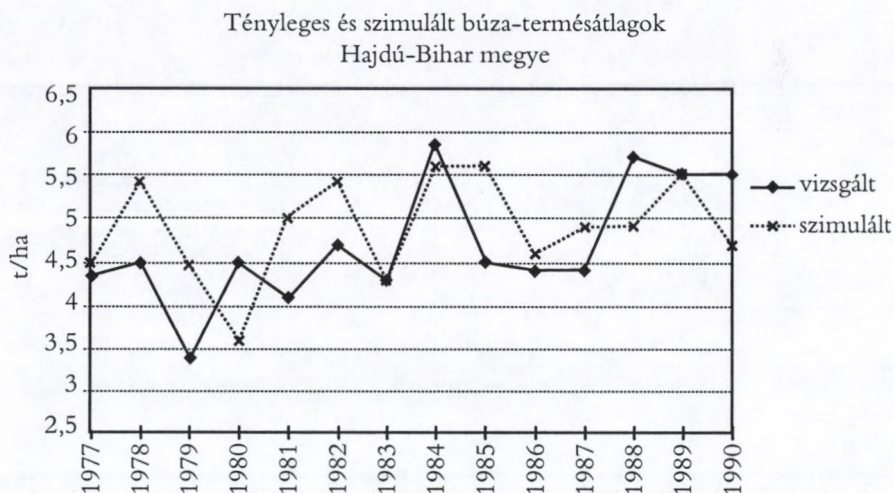
Hőösszegek búzára
május–június
1951–1990



9. ábra

Ezek a meteorológiai paraméterek döntőek a növény termesztési feltételeire. A kukoricával kapcsolatban csak egy megjegyzést teszek, és pedig azt, hogy a nyári félév hőmérséklet- és csapadékváltozása figyelemfölkeltő kell hogy legyen, különösen akkor, ha a változást az 1983-as évhez viszonyítjuk. Az 1983-as évi aszály hosszú ideig emlékezetes marad. Ennél lényegesen melegebb várható, s ez nem jár a csapadék jelentős növekedésével, vagyis az aszályveszély növekszik.

Búzával szimulációs és statisztikai elemzéseket is végeztünk, s hasonló eredményekhez jutottunk. A búzával végzett szimulációs vizsgálatok eredményei az alábbiakban foglalhatók össze: A búzára vonatkozó számításokat az AFRCWHEAT2 modellel, illetve annak adaptált és továbbfejlesztett változatával készítettük. A paraméterek kalibrálását, a modell validálását a 10. ábra mutatja be.



10. ábra

A 11. ábra a szimulált termést mutatja 360 és 500 ppm CO₂-koncentráció esetén. Az eredmény nagyon figyelemfölkeltő, mert 10-20%-os termésnövekedést jelez.

A statisztikai elemzések is hasonló eredményhez vezetnek, aminek összefoglaló eredményeit a 12. ábra szemlélteti.

Akármelyik elemzést vesszük alapul, arra a következtetésre kell jutnunk, hogy Magyarország agroökológiai feltételei romlanak, ha a feltételezett klímaváltozás az általunk használt szcenárióknak megfelelően következne be, és azok a módszertanok, amelyeket használtunk, helyesek voltak.

AFRCWHEAT modell validálása				
	Tényleges		Szimulált	
	Termés [t/ha]			
	átlag	szórás	átlag	szórás
Győr	4,88	0,63	5,04	0,51
Debrecen	4,69	0,69	4,89	0,58

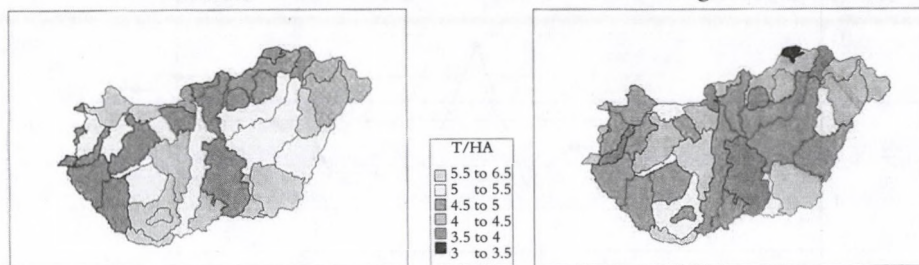
Szimulált termés [t/ha]				
	átlag			
	Győr		Debrecen	
360 ppm CO ₂	3,7	0,4	3,8	0,4
500 ppm CO ₂	4,2	0,5	4,4	0,5

11. ábra

Becsült és prognosztizált búzatermés

Becsült

Prognosztizált



12. ábra

Ez utóbbi megállapítást is meg kell tenni, mert még nagyon messze állunk attól, hogy a növényi növekedést tökéletesen szimulálni tudjuk, vagy az összes összefüggést statisztikailag nagy pontossággal le tudjuk írni.

Az elemzéseknek van még egy sarkalatos pontja, méghozzá az a hipotézis, hogy 30–50 év múlva is ugyanaz a fajta és ugyanaz az agrotechnika fog rendelkezésre állni, mint jelenleg. E feltételezéssel éltünk az agroökológiai potenciál felmérésénél is. [2] Tudjuk, hogy ez nem így lesz, de az új fajtákra, új agrotechnikára nem vagyunk képesek előrejelzéseket készíteni.

Összefoglalóan megállapítható, hogy a számítások szerint legfontosabb növényeink termesztési (agroökológiai) feltételei romlanak. A megállapítás nem kedvező, de jelzésértékű: a növénytermesztőknek fel kell készülniük az esetleges fajtaváltásra, olyan fajták kinemesítésére, amelyek kompenzálni

tudják az agroökológiai feltételek romlásából eredő veszteségeket. Valószínű, hogy a termesztéstechnológiák változtatásával is lehet részben vagy egészben kompenzálni az esetleges termés csökkenést.

Mit jelenthet a klímaváltozás Európa más országaiban? Ha a CLIVARA projekt összefoglaló eredményeit nézzük, akkor megállapíthatjuk, hogy tőlünk északra, északnyugatra javulnak a termesztési feltételek, nagyobb hozamokkal számolnak, mint most, pedig búzából Angliában már ma is közel kétszeres termésátlagokat érnek el, mint nálunk.

Az elemzések egyértelműen azt mutatják, hogy a búza- és a kukoricaövezet északra tolódik, ami alapvetően megváltoztatja Magyarország mezőgazdasági termelési szerkezetét. Ha még nincs is igazolva a klímaváltozás bekövetkezése, ezekre az elemzésekre föl kell figyelni, és ki kell dolgozni egy felkészülési stratégiát a változásokhoz való adaptációs készség fokozására.

Ha visszatérünk a kutatási folyamatábrához (5. ábra), akkor számos olyan problémát találunk, amelyről itt még nem történt említés. Ilyen többek között az, hogy milyen skálát, léptéket használunk a kutatások során. Említettem azt, hogy a klímaváltozás hatásainak az előrejelzésére különböző módszerek vannak:

- fitotron,
- statisztikai elemzések, analógia,
- szimuláció.

Mindegyik helyspecifikus. A kérdésfeltevés azonban az volt, hogyan változik az agroökológiai potenciál regionális vagy kontinentális szinten. A kutatások során ezzel is foglalkoztunk [18], azonban én a magyar esettanulmányban az agroökológiai potenciál felmérése során kialakított módszertant használtam.

Kockázatelemzés

Az első kérdés, amit tisztázni kell, az, hogy mit értünk kockázaton, s azt hogyan mérjük.

A köznapi nyelvben gyakran beszélünk egy-egy cselekvés vagy döntés kockázatáról anélkül, hogy ezt a fogalmat pontosan értelmeznénk. Általában itt arra gondolunk, hogy egy-egy cselekedetünkkel vagy döntésünkkel egy adott cél elérésére törekszünk, de a cél elérése nemcsak tőlünk, hanem egyéb körülményektől, pl. az időjárástól is függ. Azt kockáztatjuk tehát, hogy a tőlünk független hatások miatt nem érjük el a kívánt célt, és erőfe-

szítéseinket (ráfordításainkat) az eredmény nem kompenzálja. A kockázatot tehát a kitűzött céltól való eltérés jellemzi.

A növénytermesztés esetén a kitűzött cél a prognosztizált (reálisan tervezett, tervezhető) termés mennyiség, a céltól való eltérés pedig a prognózis és a tényadat különbsége. Kockázatról általában akkor beszélünk, ha a tényleges termés elmarad a várakozástól, azaz a prognózis magasabb a tényleges eredménynél, vagyis veszteség keletkezik. A továbbiakban a veszteség kockázatát elemezzük, azt próbáljuk meg jellemezni s eszközt adni annak mérséklésére.

Feltételezzük, hogy a kockázat az időjárás változékonyságából fakad. Ahhoz, hogy a kockázatot jellemezni tudjuk, valamilyen funkcionális kapcsolatot kell megállapítani a termés és az azt befolyásoló paraméterek között. Számos kísérlet történt már a különböző paraméterek és a termés funkcionális kapcsolatának a feltárására.

A kutatások során felmerült problémák a következők: [20]

- túl sok az egyszerre figyelembe veendő paraméter;
- a különböző hatások kompenzálják egymást, nincs elegendő számú minta, megfigyelés a mélyebb statisztikai elemzésekhez;
- a „kísérletek” nem ismételhetők meg, nem „állíthatók” be megfelelő szintre.

A sok bizonytalansági tényező miatt elemzésekre, az összefüggések minél pontosabb feltárására szükség van. Ezt indokolja az is, hogy Magyarországon a termésátlagok alakulása jelentős mértékben függ az időjárástól, következésképp a növénytermelés kockázatos tevékenység. Ahhoz, hogy a kockázatot mérni, esetleg mértékét csökkenteni lehessen, ismerni kell azt, hogy az egyes növények hozamait milyen mértékben befolyásolják az időjárási tényezők, illetve a negatív hatások milyen gyakorisággal fordulnak elő az egyes területeken.

A mezőgazdasági s azon belül a növénytermesztési rendszerek sztochasztikus elemeinek vizsgálata nem nyúlik vissza hosszú távra, de jelentősége fokozatosan növekszik. Ha igaznak bizonyul az a megállapítás, ami szerint a klímaváltozás az időjárási anomáliák gyakoriságának és amplitúdójának a növekedésében realizálódik, akkor a kockázatelemzésnek még nagyobb szerepet kell kapnia a jövőben.

Ahhoz, hogy a termelés kockázatát jellemezhessük, definiálni kell az egyes növények termésének eloszlásfüggvényét. Magát a termést mint valószínűségi változót három paramétercsoport függvényében adjunk meg:

Termést leíró valószínűség-változó

$$\eta = \eta(\underline{x}, \underline{\xi}, \underline{u}),$$

ahol \underline{x} a termőhely állapotváltozója

$\underline{\xi}$ az időjárást jellemző valószínűségi változó

\underline{u} az agrotechnikát reprezentáló vezérlési változó.

Az időjárás-termés kapcsolatának a meghatározásakor az alapvető kérdés az, hogy a termésből milyen részt lehet a fajtának, az agrotechnikának, a stabil agroökológiai feltételeknek, illetve az időjárás alakulásának tulajdonítani. Gyakorlatilag lehetetlen ezen paraméterek együttes figyelembevételével funkcionálisan kifejezni a termést.

Részletes elemzéseket megyei termésátlagokkal végeztünk, ami nem tette lehetővé az agrotechnikai hatások elemzését. Feltételeztük, hogy a termésátlagok növekedő tendenciája a genetikai és agrotechnikai fejlődésnek tudható be, s a termőhelyek termőképességében nem történt változás a vizsgált időszakban.

Ha ezeket az észrevételeket figyelembe vesszük a múltbéli adatok elemzésekor, akkor a termés-termőhely-agrotechnika kapcsolatát egy az $\eta(x, u, \xi)$ -nál lényegesen egyszerűbb

$$\eta = \eta(t, \xi),$$

függvénnyel fejezhetjük ki. A termőhely ebben az esetben szimbolikus jelentéssel bír, amit az η megyénként változó, analitikus formája fejez ki. Az agrotechnika explicite nem szerepel a változók között. Az agrotechnikai fejlődést az η dinamikája, időbeli változása fejezi ki.

A leírtaknak megfelelően a termésátlagok változását két tényezőre vezetjük vissza:

- a genetikai és agrotechnikai fejlődésre és
- az időjárás sztochasztikus változására,

ami azt jelenti, hogy a termésátlagok időbeli alakulását egy (γ, η_0) függvénypárral, ún. potenciálfüggvényekkel

$$\eta(t, \xi) = \gamma(t) + \eta_0(t, \xi)$$

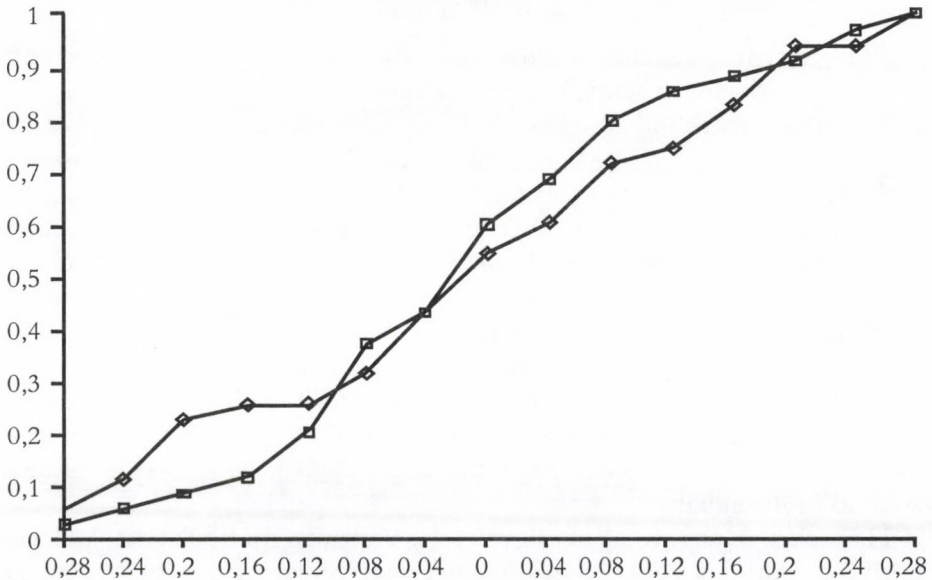
formában fejezzük ki, ahol

$\gamma(t)$ írja le a genetikai és agrotechnikai fejlődést (termésátlagpálya),

η_0 pedig az időjárás sztochasztikáját.

A termésátlagpályákat regresszióanalízissel határozhatjuk meg. A termés-átlagpályák és a termések közötti abszolút, illetve relatív eltérések is jelen-

A kukorica tapasztalati eloszlásfüggvénye



13. ábra

tős ingadozást mutatnak, amit például a kukorica relatív tapasztalati eloszlásfüggvénye mutat Hajdú-Bihar megyére (13. ábra).

A kockázat jellemzéséhez a terméssingadozás, illetve a termésveszteség (termelési kockázat) eloszlásfüggvényét használtuk, azaz az

$$F(s) = P(\eta_0(\xi) \leq s), \text{ illetve az } F_v(s) = P(\eta_0^-(\xi) \leq s)$$

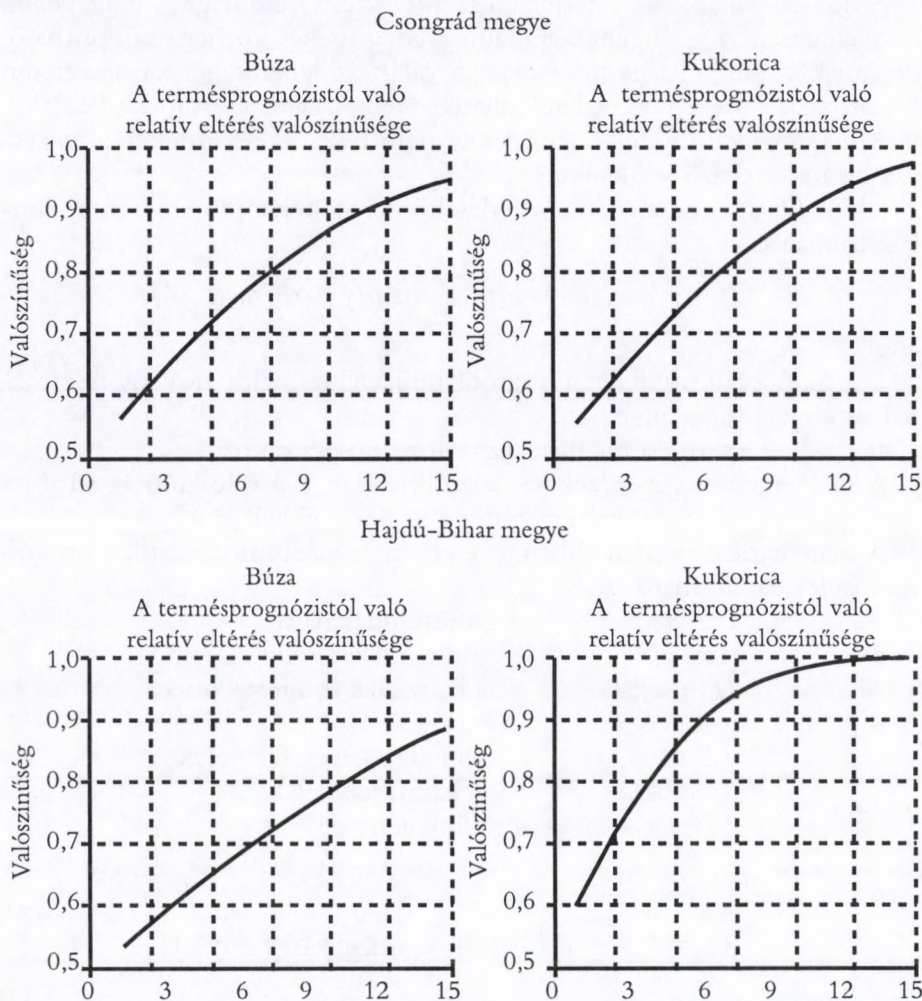
függvényeket határoztuk meg, ahol

$$\eta_0^-(\xi) = \begin{cases} 0 & \text{ha } \eta_0(\xi) \geq 0 \\ -\eta_0(\xi) & \text{ha } \eta_0(\xi) < 0 \end{cases}$$

Az F és F_v ismeretében már összehasonlítható a termőhelyek termésbiztonsága, ill. definiálható a kockázat fogalma.

A termésbiztonság meghatározásához, ill. a termőhelyek összehasonlításához nincs szükség az eloszlásfüggvények ismeretére, a gyakorlatban elég, ha megadott valószínűségi szinteken tudunk dönteni.

A megyei termésátlagokkal végzett elemzések azt mutatják, hogy a választott modell „viszonylag jól” leírja a termésátlagok növekedési pályáit (genetikai és agrotechnikai fejlődés), valamint az időjárás sztochasztikájából adódó ingadozását (14. ábra).



14. ábra

Az eredmények egybevágznak a szakértői megfigyelésekkel. A kérdés az, hogyan lehet a döntéshozatalban felhasználni a kvantifikálható kockázatot.

Mint mindennek, így a kockázat csökkentésének is „ára” van, s így a megoldást a költség-haszon elemzés szolgáltatja. A döntést egy gazdálkodási évre vonatkoztatva akkor hozzuk meg, amikor még nem ismertek az elkövetkező időszak időjárási viszonyai.

A döntés vonatkozik a termelési szerkezetre, a vetőmagra s lényegében az alkalmazandó agrotechnikára, ami esetleg menet közben módosítható, de annak külön költségvonzata van. A választási lehetőséget természetesen korlátozzák a meglévő készletek, illetve a felhasználható erőforrások.

A matematikai modell felépítése, és nem részletezése érdekében vezessük be a következő jelöléseket?

Jelölje Ω_p a megengedett „vezérlések”, termőhelytől függő agrotechnikák halmazát:

$$\Omega_p = \{(\gamma, z, u) \mid 1 - F(\eta, z, u) \leq p; \gamma \geq \alpha E(\eta_\gamma, \xi, u)\}$$

ahol

$F(\gamma, z, u)$ a z termőhelyen u agrotechnikával termelt y növény hozamának az eloszlásfüggvénye;

$\eta_\gamma(z, \xi, u)$ a termést meghatározó valószínűségi változó.

A megengedett vezérlések azt jelentik, hogy $1-p$ valószínűséggel (biztonsággal) a termés várható értékének százalékát el kell érni.

A matematikai modell ebben az esetben az alábbi matematikai programozási feladattal írható le:

$Fz \leq x$	termőföldhasználat
$Az \leq b_1$	vetésszerkezet
$H(u, z) \leq b_2$	földhasználat és agrotechnika
$\gamma = Gz$	output
$\gamma_0 \leq \gamma \leq \gamma_1$	termékszerkezeti feltételek
$(z, u) \in \Omega_p$	kockázati feltételek
$\Phi(\gamma, u) \rightarrow opt$	célfüggvény

A kockázati feltételeket az

$$\Omega_p = \{(\gamma, z, u) \mid 1 - F(\eta, x, u) \leq p; \gamma \geq \eta(z, \xi, u)\}$$

összefüggés fejezi ki.

A modell viszonylag széles körben alkalmazható, s lehetővé teszi a kockázat csökkenését. Van azonban egy hibája, ugyanis arra a feltételezésre alapul, hogy az egyes évek „kockázata” független eseményrendszert alkot. Elemzéseink azt mutatják, hogy ez nem igaz, amit autokorrelációs elemzések bizonyítanak.

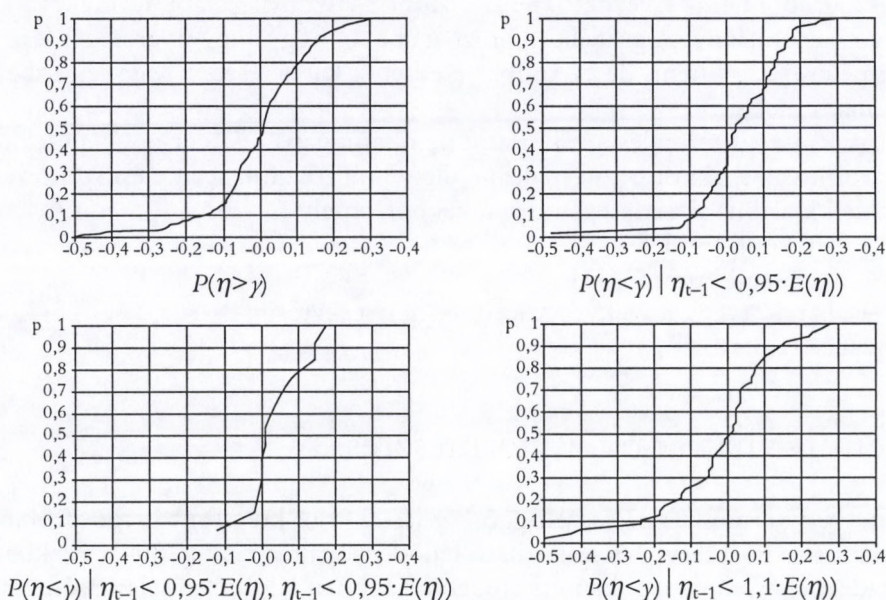
Abból kiindulva, hogy általában a kockázati tényezők, a „rossz termésű évek” egymás után ritkábban következnek be, azt vizsgáltuk, hogy milyen eloszlása van a termésnek, ismertnek tételezve fel az előző év(ek) termését, azaz meghatároztuk a

$$P(\eta_t | \eta_{t-1} > \alpha E(\eta_t)), \text{ illetve } P(\eta_t | \eta_{t-1} > \alpha E(\eta); \eta_{t-1} > \alpha E(\eta))$$

feltételes valószínűségeket.

Azt, hogy van összefüggés az egyes évek termése között, az is mutatja, hogy a „nem véletlenül”, hanem valamilyen „feltétel” szerint választott évek terméseloszlása más képet mutat, mint a teljes mintáé, amit a következő ábra is szemléltet (15. ábra):

Feltételes tapasztalati eloszlásfüggvények



15. ábra

Az eloszlási görbékről leolvasható, hogy a feltételes valószínűségeket más eloszlást mutatnak, s így ezt a megállapítást célszerű figyelembe venni a döntéshozatalnál.

A próbaszámítások azt mutatták, hogy jelentős természerkezeti eltérések adódnak, attól függően, hogy a kockázatnál feltételes vagy feltétel nélküli kockázattal számolunk. Meg kell azonban jegyezni, hogy ez utóbbi

módszer alkalmazásához lényegesen több információra van szükség, mint a feltétel nélküli modell esetében.

A kockázatelemezésnek nemcsak a termelés tervezésében van jelentősége, sőt a használata ennek az elaprózott birtokszerkezet és a farm szintű adatok hiányában Magyarországon korlátozott. Jelentőségét elsősorban a makroszintű tervezésben, az EU-hoz való csatlakozásunk esetén a mezőgazdasági politika kialakításánál látom. Ez utóbbit az alábbi megállapítások támasztják alá:

- az EU-ban a stratégiai mezőgazdasági termékek esetében nagyon szigorúan szabályozott termelés folyik;
- Magyarországon a támogatás nagyrészt kárenyhítésre irányul, amit a 2002-es év is mutat (fagykár, aszálykár stb.).

Ez utóbbi nem tervezhető, nem ösztönöz viszonylag stabil termelésszerkezet kialakítására. A gazdálkodó bízhat abban, hogy vagy nyereséges lesz a termelése, vagy nem, de ez utóbbi esetben a kárát részben vagy egészben az állam megtéríti.

Az EU ezt a termelési gyakorlatot nem támogatja. Ha versenyképesekké akarunk válni, akkor olyan makro-, illetve mezoszintű termelési szerkezetet kell kialakítani a stratégiai termékekből, amely

- csökkenő területen,
- magasabb hozamokkal
- állandó (vagy növekvő) szintű termelést biztosít

országos szinten.

Fenntartható növénytermesztés

A növénytermesztéssel összefüggő kérdéskör egy kulcsfontosságú problémája a sustainability. A fenntartható fejlődés fogalma csak a '80-as években kezdett elterjedni, azonban én eredetét a Római Klub első jelentésére vezetem vissza. [1]

A növekedés határai c. könyvben fogalmazódtak meg először az ipari, gazdasági, társadalmi és környezeti erőforrások összefüggései, a változások dinamikája, következhetsképp a „sötét jövő”.

A '70-es évek végén, a '80-as évek elején a világ élelmezési problémája központi kérdéssé vált, s több nemzetközi projekt indult a várható jövőkép felvázolására [7]. A '90-es években vált általánossá a „fenntartható fejlődés” kérdéskörével való foglalkozás. Talán a legáltalánosabban használt definícióját a Brundland Bizottság fogalmazta meg:

„Sustainable development is development that meets the needs of the present without compromising the ability of future generations to meet their own needs.”

A '90-es évek közepén az MTA Agrártudományok Osztálya keretében is elemezték a kérdéskört Stefanovits Pál akadémikus vezetésével.

Ha a Brundland Bizottság definícióját elfogadjuk, akkor ebbe implicita belefoglaltatik az, hogy a fenntarthatóság folyamatosan növekvő termőképességet tételez fel, mert a Föld népessége növekszik.

A definíció általános elvként elfogadható, azonban keresni kell egy olyan megoldást, ami „mérhetővé” és „szabályozhatóvá” teszi a fenntarthatóságot vagy nagy leegyszerűsítéssel a termőföld termőképességének megőrzését.

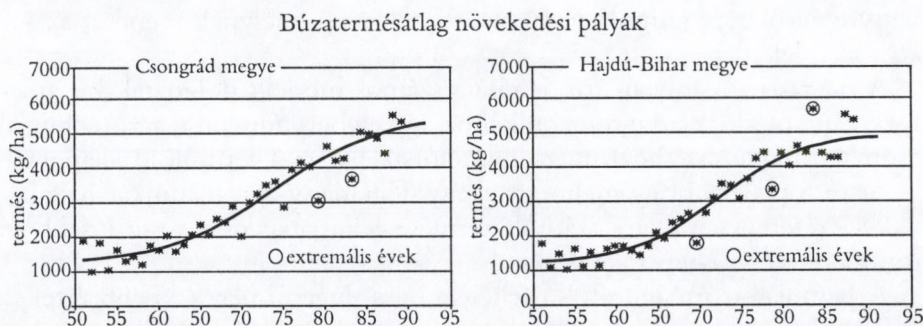
Ugyanúgy, ahogy a fenntarthatóságot, a termőképességet is kvantifikálni kell. A termőképesség „növénytől” függő, így ki kell választani valamilyen referencianövényt, s a termőképesség definiálásánál abból indulunk ki, hogy

- az dinamikusan változik a genetikai és agrotechnikai fejlődés függvényében,
- van egy kezdeti állapot és egy növekedési ütem (változási trend), amit az előző időszak fejlődése határoz meg.

Ezt a termőképességi pályát egy differenciálegyenlettel lehet leírni, amelynek paramétereit regresszióanalízis segítségével határozhatjuk meg. A termőképességi pálya meghatározásakor két hipotézist tételezünk fel, mégpedig azt, hogy a kor színvonalának megfelelően átlagosnak tekinthető

- fajtát és
 - agrotechnikát
- alkalmazunk.

A búza növekedési pályáját mutatja be a 16. ábra.



16. ábra

Ha elfogadjuk hipotézisként, hogy a termőképeességet ez a pálya jellemzi, akkor a fenntartható fejlődés definícióját úgy fogalmazhatjuk meg, amely olyan agrotechnikai eljárások alkalmazásának sorozatát jelenti, hogy a referencianövényre számított várható termésátlag n év átlagában a referenciapálya fölött legyen.

Nézzük ezt a problémát modellezési szemszögből! A termőföldhasználatot most az

állapotegyenletek:	$\underline{x}_N(t+1) = D \cdot \underline{x}_N(t) + E \cdot \underline{z}_N(t) + C \cdot \underline{u}_N(t) + \underline{d}(t)$
termőföld-használati feltételek:	$\underline{x}_N(t) = \underline{x}_N^0$ $\underline{x}_N(t) = F \underline{z}_N(t)$
vetésszerkezet:	$A \cdot \underline{z}_N(t) \leq \underline{b}(t)$
a termésszerkezeti feltételek:	$H_N(\underline{z}_N(t), \underline{y}_N(t), \underline{z}_N(t)) \leq 0$ $\underline{y}_N(t) = G(t) \cdot \underline{z}_N(t)$ $\underline{y}_N^l(t) \leq \underline{y}_N(t) \leq \underline{y}_N^k(t)$
a vezérlés:	$B_{\underline{u}_N}(t) \leq \underline{u}_N^k(t)$ $\underline{u}_N^l(t) \leq 0$

határozza meg, ahol a megengedett vezérlések halmazát az $\underline{u}_N \in \Omega$ reprezentálja.

Külön feltételcsoportot képez a sustainability,

$$\underline{y}_{ref}(t, \underline{u}(t), \underline{u}(t-1), \dots, \underline{u}(t_0)) \geq \underline{y}_{ref}(t) \quad t=1, 2, \dots, N,$$

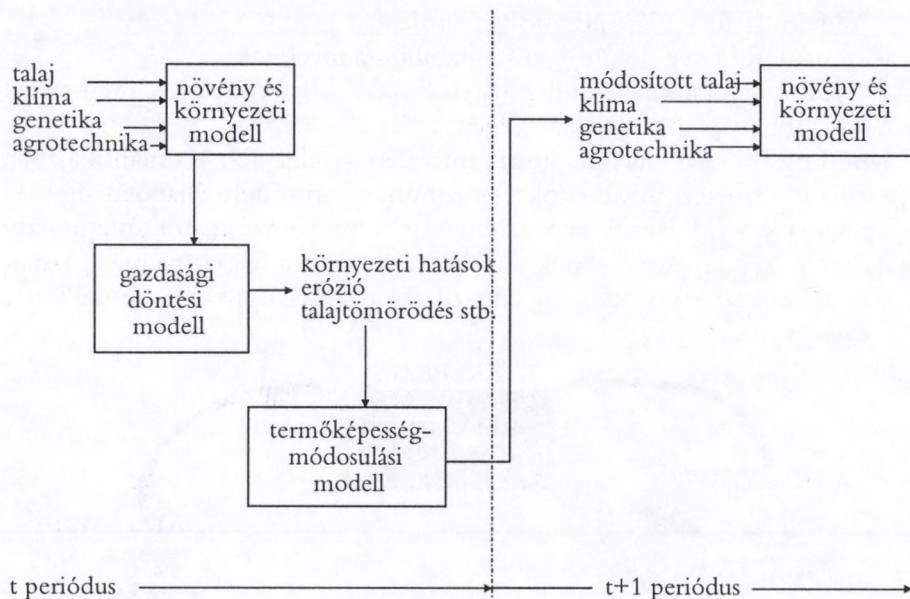
ami azt fejezi ki, hogy a referencianövényre számolt hozam az alkalmazott agrotechnikák esetén minden évben nagyobb vagy egyenlő, mint ami a növekedési pálya alapján számolható.

Ebben az esetben a talaj termőképeességének a változását a referencianövényre évről évre szimulációval határozzuk meg, melynek menetét az 17. ábra szemlélteti.

A degradációs folyamatok leírására számos modellt dolgoztak ki, amelyek kapcsolódnak az agrotechnikához, így elvben minden \underline{u} agrotechnikai csomaghoz (vezérléshez) megadható annak hatása a termőföld állapotára.

Attól függően, hogy melioratív vagy degradatív agrotechnikát használnak, a referencianövény számolt termése lehet nagyobb vagy kisebb is, mint a referencia-termőképeesség.

A bemutatott modell utolsó feltétele nem engedi meg a kisebb értéket. A feltételek azonban változtathatók például úgy, hogy a vizsgált ciklus végén a számolt termőképeesség nem lehet kisebb, mint a potenciális termőképeesség.



17. ábra

Miért fontos a fenntarthatóságot dinamikájában vizsgálni?

- A gazdálkodó a rövid távú profitorientált termelésben érdekelt.
- A degradáció hosszabb folyamat következménye, sőt nem is biztos, hogy az elkövetőnél jelentkezik.

Precíziós mezőgazdaság

A precíziós mezőgazdaságnak (PM) számtalan definíciója van, amelyekben van egy közös elem, mégpedig a helyspecifikus gazdálkodás. Vannak, akik ezzel azonosítják, ami azonban nem fejezi ki kellően a PM fogalmát, ezért itt egy másik definíciót mutatok be.

Az informatikára és technológiára alapozott farmmenedzsment-rendszer, amely azonosítja, elemzi és irányítja a műveleteket a változó termőhelyi feltételek között az optimális jövedelmezőség, a fenntarthatóság (sustainability) és a termőföld védelme érdekében [21].

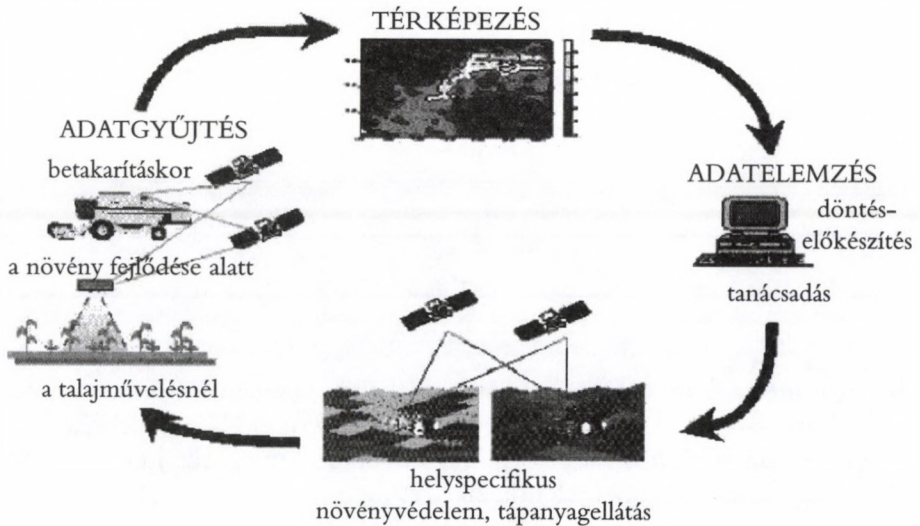
A PM alapvetően abban tér el a hagyományos műveléstől, hogy

- a táblán belül helyspecifikus művelést tételez fel;

- dinamikájában vizsgálja a folyamatokat;
- a termőföld védelmére, a sustainabilitásra törekszik.

A profitmaximalizálás mindig a gazdálkodás célja volt, így ebben a PM és a hagyományos gazdálkodás megegyezik.

Minthogy a PM helyspecifikus művelést tételez fel, s dinamikájában vizsgálja a termelési folyamatokat, valamint a termőhely állapotát, így lényegesen több információra van szükség, s az elemzési, döntéstámogató eszközöknek is fejlettebbeknek kell lenniük, mint a hagyományos gazdálkodás esetében. A precíziós mezőgazdaság egy ciklikusságát szemlélteti a 18. ábra.



18. ábra

Az ábra csak a folyamatot szemlélteti, s csak a két legfontosabb elemét – a tápanyagellátást és a növényvédelmet – emeli ki. Azonban a PM-ben szerepel a teljes termelési ciklus tervezése (fajtaválasztás, talajművelés, kockázat, gazdaságosság stb.). A növényvédelem és a tápanyagellátás az a két eszköz, amivel menet közben is be lehet avatkozni a folyamatokba. Az ábráról leolvasható az, hogy a PM implementálása a gazdaság szintjén az alábbi feladatok elvégzését jelenti:

- térbeli és időbeli adatok begyűjtése (távérzékelés, termésmonitorozás, talajmintavétel stb.),
- adattérképezés és interpretáció (GPS és GIS technológia),
- az agrotechnológiai folyamatok helyspecifikus irányítása,

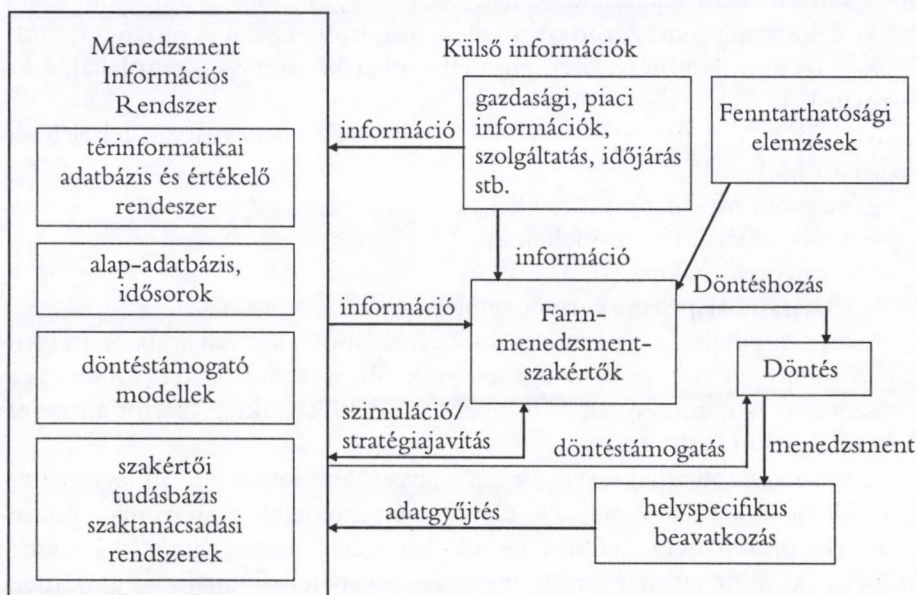
- a PM-technológia hatásainak az elemzése három szempont alapján történik:
 - agronómiai (termésmaximalizálás),
 - gazdasági (jövedelemmaximalizálás),
 - környezeti (az agrotechnika környezeti hatásainak minimalizálása).

Itt meg kell jegyezni azt, hogy a termésmaximalizálás és a jövedelemmaximalizálás rendszerint nem esnek egybe.

A döntésnek vannak hosszabb távú következményei is, és így a termés és a jövedelem maximalizálása mellett törekedni kell az agrotechnika káros környezeti hatásainak a minimalizálására is.

Módszertanilag ez a legnehezebb kérdés, mert még nincs pontosan definiálva a termőképesség, a fenntarthatóság és egyéb, a természeti környezet állapotát, állapotváltozását leíró fogalom. Ezt próbáltam szemléltetni előadásom előző részében.

A 19. ábra az információs folyamatokat szemlélteti.



19. ábra

Az ábra nem teljes, mert a gazdasági információk és elemzések itt csak az úgynevezett külső információkon keresztül hatnak a döntéshozatalra, továbbá nem jelennek meg a hosszú távú környezeti hatásvizsgálatok.

A MIR mint egy vezetői információs rendszer nemcsak a mért adatokat tartalmazza, hanem az adatfeldolgozó eszközöket is, amelyek használható információvá transzformálják az adatokat.

A fontosabb információk köre a következő:

- talajtulajdonságok,
- tápanyagszükséglet,
- gyompopuláció,
- rovarpopuláció,
- a termesztett növény tulajdonságai,
- az agrotechnikai beavatkozások és azokra történő reakció,
- betakarítás,
- post harvest-folyamatok,
- termelési idősorok,
- meteorológiai adatbázis.

Az információkra dinamikájukban van szükség, mert folyamatosan mérni, elemezni nem lehet, illetve nagyon költséges. Éppen ezért ahol lehet, be kell építeni a rendszerbe olyan elemzési, modellezési eszközöket, amelyek helyettesítik a méréseket, előrejelzéseket készítenek, szimulálják a folyamatokat.

Melyek azok a modellezési eszközök, melyeket hatékonyan lehet használni a PM-ben?

- növényi növekedési modellek,
- talaj-vízháztartási modellek,
- tápanyagforgalom,
- időjárásra alapozott kártevő-előrejelzés.

Ezek a modellek egyrészt a termőhely állapotváltozását írják le (szimulálják), másrészt elősegítik az agrotechnikai beavatkozások tervezését. Természetesen az eredményeket időnként validálni s szükség szerint a modelleket kalibrálni kell.

A termelési folyamat tervezésekor alapvetően fontos ismerni az időjárásból fakadó kockázat mértékét, illetve mérséklésének eszközeit és költségeit. Az utóbbi évek szélsőséges időjárása arra mutat, hogy a kockázat növekszik, mint azt már említettem, így a cost-benefit analízis egyik meghatározó eleme a kockázatanalízis.

A 19. ábrán bemutatott információs folyamat külső információs blokkján keresztül jutunk a gazdasági információkhoz.

A jövedelemmaximalizálás egyik alapját ezek az információk alkotják, amit össze kell kapcsolni a kockázati vizsgálatokkal. A gazdasági cost-bene-

fit elemzést a hagyományos eszközökkel lehet elvégezni, azonban itt figyelembe kell venni a helyspecifikus gazdálkodás előnyeit és költségeit is.

A PM harmadik mozgatórugója a termőföld védelme, a sustainabilitás. Módszertani, modellezési szempontból ez a legbonyolultabb feladat, mert

- kvantifikálható módon definiálni kell a termőhely állapotát, a termőképességet,
- szimulálni kell az agrotechnikai beavatkozások hatását a termőhely állapotára, termőképességére.

Ha ez a feladat megoldható, akkor szimulálni lehet a várható változásokat, azonban ez kevés, ha a káros környezeti hatásokat minimalizálni akarjuk, s itt lép be a sustainabilitás.

A nehézség abból adódik, hogy míg a termelés rövid távú jövedelem maximalizálására törekszik, addig a káros hatások csak hosszabb távon jelentkeznek. Ennek megfelelően a gazdasági modellbe be kell építeni egy olyan szabályozó rendszert, amelyet a környezeti modell alapján lehet meghatározni, s értékeli az egyes agrotechnikákat. Ezzel a termelés tervezésében össze lehet hozni a rövid és hosszú távú érdekeket, célokat. Egy ilyen megoldás alkalmazására azonban szemléletváltásra van szükség.

Irodalom

- [1] Meadows, D. H., Meadows, D. L., Randers, J. and Behrens, W. W.: *The Limits to Growth*. Report for the Club of Rome's Project on the Predicament of Mankind Potomac Associates., Washington D. C., 1972.
- [2] Láng I., Csete L., Harnos Zs.: *A magyar mezőgazdaság agroökológiai potenciálja az ezredfordulón*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 1983.
- [3] Harnos, Zs.: *Long Range Impacts and Consequences of Technological Development. In Hungarian Agriculture in Food for all in a Sustainable World: The IIASA Food and Agriculture Program*. (Parikh, J. K. and Rabár, F., Editors.) IIASA, Laxenburg, 1981.
- [4] Csáki, Cs., Harnos, Zs., Vályi, I.: *Methodology for the Investigation of Long Term Consequences of Development. In Hungarian Agriculture. An IIASA FAP Task 2 Case Study*. IIASA, Laxenburg, WP-82-62, 1982.
- [5] Harnos, Zs.: *Agricultural models (Ch.11)*. In *Economic – ecological modeling*. Leon Braat and Wal van Lierop (Eds.), North-Holland, 1987.
- [6] Harnos, Zs.: *A Land Evaluation Methodology and Its Possible Use in Long Term Planning*. Vth European Congress of Agricultural Economists 1987. Working Group B 3 Papers

- [7] Csáki, Cs., Harnos, Zs., Rajkai, K. and Vályi, I.: Hungarian agriculture: Development potential and environment (Ch.9). In *Sustainable Development in Agriculture*. J. K. Parikh (Ed.), Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, Netherland, 1988.
- [8] Baráth Csabáné, Györffy B., Harnos Zs.: *Aszály 1983*. AKAPRINT, Budapest, 1993.
- [9] Harnos Zs.: Időjárás és időjárás-termés összefüggéseinek idősoros elemzése (I. fejezet). In *Aszály 1983*. (Szerk.: Baráth Csabáné, Györffy Béla, Harnos Zsolt.), AKAPRINT, Budapest, 1993.
- [10] Harnos, Zs.: *Sustainability: A system analitic approach Strategies for sustainable agriculture*. MTA Mezőgazdasági Kutatóintézete, Martonvásár, 1993. szeptember 20–26, Conference proceedings
- [11] Karacostas, T. S., Harnos, Zs.: Agriculturally Significant Climatic Extremes. In *Climatic Change and Agriculture in Europe: Assessment of Impacts and Adaptation Environmental Change Unit*. University of Oxford, 1994.
- [12] Harnos, Zs.: Crop-specific climatic extremes for wheat and maize in Hungary. In *Climatic Change and Agriculture in Europe Assessment of Impacts and Adaptations*. Eds: Harrison, P. A., Butterfield, R. E. and Dawning, T. E. ECU, Univ. of Oxford, 1995.
- [13] Harnos, Zs.: The Climatic Change and the Tendency. In *Hungary EN+IN Conference Proceedings*. Budapest, 1995.
- [14] Harnos Zs.: Az ökológiai tájtermelés módszertani eszközei. *AGRO-21 füzetek* 8. szám, Budapest, 1995.
- [15] Harnos, Zs.: Modelling crop response in Hungary. In *Climate Chaneg, Climate Variability and Agriculture in Europe*. Eds.: Harrison, P. A., Butterfield, R. E. and Downing, T. E. Oxford, 1996, Environmental Change Unit, University of Oxford.
- [16] Harnos Zs.: A klímaváltozás várható alakulása és hatása néhány gazdasági növény termesztetőségére. In *Az éghajlatváltozás és következményei*. Meteorológiai Tudományos Napok '97, OMSZ, Budapest, 1998.
- [17] Harnos, Zs., Bussay, A., Harnos, N.: Modelling climate change impacts on wheat and potato in Hungary (Ch. 19). In *Climate change, climatic variability and Agriculture in Europe*. Eds. Downing, T. E., Harrison, P. A., Butterfield, R. E. and Lonsdale, K. G. Environmental Change Unit, University of Oxford, 2000.
- [18] Harnos, Zs. et al.: Review and comparison of scaling-up methods. In *Climate change, climatic variability and Agriculture in Europe*. Eds. Downing, T. E., Harrison, P. A., Butterfield, R. E. and Lonsdale, K. G. Environmental Change Unit, University of Oxford, 2000.
- [19] Harnos Zs.: Informatika az agrártudományokban. In *MTA közgyűlési előadások 2000. Millennium az Akadémián. IV. kötet*. MTA, Budapest, 2001.
- [20] Harnos Zs.: Kockázati tényezők elemzése a növénytermesztésben. In *MTA közgyűlési előadások 2000. Millennium az Akadémián. IV. kötet*. MTA, Budapest, 2001.
- [21] Harnos Zs.: *Informatika a precíziós mezőgazdaságban*. EU-konform mezőgazdaság és élelmiszerbiztonság. Debreceni Egyetem, ATC KITE Rt., MTA-DE Földművelési Kutatócsoport, Debrecen, 2002.

Hornok László

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

A BIOLÓGIAI SOKSZÍNŰSÉG FENNTARTÁSÁNAK KÜLÖNLEGES MÓDJAI A *FUSARIUM* NEMZETSÉGBEN

Elhangzott 2002. február 6-án

A *Fusarium*ok korhadó szerves szubsztrátumokon, más mikrobákkal versengve vagy velük együttműködve, alapvetően hasznos tevékenységet folytatnak, hiszen az elhalt növényi és állati maradványok lebontásával részt vesznek az elemek biogeokémiai körforgalmának működtetésében. E gombacsoport bizonyos fajai, rasszai és biotípusai azonban hihetetlen mértékű károkat okozhatnak, még hozzá a legváltozatosabb formában. Raktározott gumós termények száraz korhadásáért felelősek, vagy lágy szárú növényekben okoznak hervadással járó edénynyaláb-nekrózist. A gabonaövezetbe tartozó régiókban pedig (így a Kárpát-medencében is) az elmúlt 30 év legsúlyosabb *növénytermesztési veszteségeit* a kalászfuzariózis és a kukorica fuzáriumos csőpenészesedése jelentette. Még humán mikózisok kórokozói is előfordulnak ebben a nemzetségben, igaz, főként a trópusi és szubtrópusi környezetben kell ilyen ártalmakkal számolni. Sajnos a közvetlen kártételt tetézik a közvetett ártalmak. Gyakran magát a gombát már meg sem találjuk a takarmányban vagy az élelmiszerekben, a romlásnak nincsenek látható jelei, mégis tragikus humán- és állat-egészségügyi következményekkel járhat az, hogy a fertőzött terményekben, termékekben toxikus, *Fusarium*-eredetű anyagcseretermékek halmozódnak fel.

A *mikotoxinokat* sokan korunk pestisének tartják, okkal. Még felbecsülni sem tudjuk, hány emberélet írható a számlájukra ezeknek az alattomosan ható mutagén, karcinogén, teratogén vegyületeknek. Számuk lassan meghaladja a 300-at, hovatovább nehezen kezelhető sokaságot jelentve. Van azonban közöttük hat (az aflatoxin B1, az ochratoxin A, a dezoxinivalenol, a fumonizin B1, a T-2 toxin és a zearalenon), amely a humán- és állati mikotoxikózisok döntő többségéért felelős. Közülük az utolsó négyet főként vagy kizárólag *Fusariumok* termelik.

A gombák mintegy 1 000 000 fajt magába foglaló regnumában a *Fusariumok* képezik az egyik legfontosabb csoportot. De nemcsak ártalmas hatásaik miatt érdemelnek megkülönböztetett figyelmet. Sok képviselőjük értékes tevékenységet fejt ki a talajban, részt vesz kártevők és kórokozók populációinak gyérítésében [1], és ipari célokra is használnak bizonyos *Fusarium* törzseket. A *bioszférában betöltött szerepük* tehát rendkívül változatos – *sokszínű*, amint a címben is jeleztem.

A *Fusarium* nemzetség mesterséges rendszertani kategória, de hát a nemzetségek mind azok. (Úgy mondják: Isten csak fajokat teremtett, a többi rendszertani egység emberi alkotás.) A *Fusariumokhoz* való tartozás egyetlen kritériuma az, hogy termeljen a gomba olyan kifli alakú makrokonídiumokat (ívtartalan szaporítósejteket), amelyek talpsejtje az emberi lábra emlékeztet. A „kifli” *alakgazdagsága* aztán minden képzeletet felülmúló, formatervezők figyelmébe ajánlható. Csakúgy, mint a telepek által kiválasztott színanyagok bőséges választéka. Ezekből száznál többet leírtak, egyiküket „bájkaverinnek” (bikaverin) ismeri a mára teljesen angol nyelvűvé vált szakirodalom, mert bíbor szépségét adó pigmentje azonos azzal az anyaggal, amely a mély tűzű egri bikavérben található. A *Fusariumok* morfológiai sokszínűsége is lenyűgöző tehát, ami hasznára van a rendszertanosoknak, hiszen ennek alapján lehet megkülönböztetni az ide sorolt fajokat. De nem könnyen. Sőt, olyannyira nehezen, hogy ma pontosan meg se tudjuk mondani, mennyi van belőlük. Kezdetben úgy gondolták, bezsúfolható az egész társaság egyetlen kilencfős konglomerátumba, majd óvatos bővítések kezdődtek, s mára – itt-ott már molekuláris bélyegekkel is alátámasztva – jóval 200 fölére becsülik a fajok számát ebben a nemzetségben. További sokszínűséget jelentenek a fajon belüli kisebb morfológiai különbségek alapján felállított alfajok és varietások, a patogenitásbeli jellemzők alapján megkülönböztetett, specializálódott formák és rasszok (ezekből is több száz van), továbbá a genetikai átjárhatatlanság alapján kijelölt még kisebb egységek, a vegetatív kompatibilitási csoportok.

A sokszínűség azonban nemcsak fajok és rendezett fajalatti taxonok szintjén jelentkezik, hanem egyedek között is, olyannyira, hogy a fajhatárok nem rajzolhatók meg a rendszerező elme által áhított körrel, csak bizonytalan, rojtos kontúrok vázolhatók fel. A rojtok pedig egymásba nyúlnak és átfedődnek, ami kétségbeesésbe kergeti az identifikálással megbízott alkalmazott mikrobiológust, de egyszersmind kenyeret ad a rendszertant hivatás-ként művelő specialistának. Még nagyobb *sokszínűséget* tapasztalhatunk a *biológiai sajátosságok terén!* Amikor néhány tucat *Fusarium sporotrichioides* törzset vetettünk beható vizsgálat alá, hogy lássuk, milyen trichotecén metabolitokat termelnek, nem találtunk két egyforma toxinprofil mutató egyedet, a mennyiségi szórások pedig sok esetben nagyságrendnyire rúgtak. Ha a kórtani tulajdonságok területén tapasztalható sokszínűségre akarunk példát hozni, akkor a *Fusarium oxysporum*ot említhetjük: miközben e gomba egyedeinek döntő többsége ártalmatlan, szaprofiton lény, specializálódott formái és rasszai (amelyek egyébként morfológiailag teljesen egyformák) száznál több lágy szárú növényen okoznak edénnyaláb-nekrózist.

Ha mélyebbre hatolunk vizsgálódásainkban, s molekuláris különbségeket keresünk, még nagyobb sokszínűséget tapasztalunk. Minden általunk megvizsgált *Fusarium poae* törzsnek más és más volt a kariotípusa, igen jelentős különbségeket lehetett kimutatni a kromoszómák számát és méreteit illetően, s a legegyszerűbb DNS-ujjlenyomat-vizsgálatok is különbségeket tártak fel olyan gombatörzsek között, amelyek morfológiai és fiziológiai bélyegek alapján teljesen egyformáknak mutatkoztak [2].

Mi gerjeszti a változékonyságot e hallatlanul sokszínű és rendkívül alkalmazkodóképes gombacsoportban? A *Fusarium*ok idealizált fejlődésmenete megfelel a tipikus tömlősgomba-életciklusnak. Haploid sejtmagvakat hordozó, ivartalanul keletkező makro- és mikrokonídiumaik kicsíráznak, és fonalas telepet fejlesztenek. A sejtmagvak ebben is haploidok. A telepen konídiumtartók fejlődnek, ezekről ivartalan konídiumok válnak le, újra csíráznak, s ez a kicsi, aszexuális kör foroghat tovább, egyhangúan, a végtelenségig. Előfordulhat azonban, hogy két különböző párosodási típust képviselő telepből származó, eltérő ivarjellegű sejt egyesül, sejtmagvaik egyazon citoplazmába kerülnek, majd fuzionálnak. Átmeneti diploid állapot jön létre, nagyon rövid, néhány sejtosztódásra korlátozott csupán, amit azonnal követ a két meiózisos osztódás, majd egy gyors mitózis, amelynek eredményeként nyolc, immáron újra haploid magvakat tartalmazó askospóra jön létre. Ezek az askospórák genetikailag lényegesen különböznek a szülőktől, a szülői tulajdonságok a legváltozatosabb kombinációkban keveredhetnek össze bennük, éppúgy, ahogy az a magasabb rendű eukarióták világában szokott tör-

ténni. A tulajdonságok új kombinációit hordozó egyedek aztán újra vegetatív telepet fejlesztenek, köztük olyanokat is, amelyek hatékonyabban tudnak válaszolni a környezet kihívásaira. Nyilván ezek jobban fejlődnek, gyorsabban szaporodnak, könnyebben elterjednek, mint a kevésbé szerencsés kombinációkat hordozó utódok. Új kórokozó-változatok, új biotípusok, új mikotoxin-kemotípusok jönnek létre a *meiózis* áldásos működése révén.

Mindez rendjén való, mi több, természetes folyamat, nem is érdemelne töprengést az egész kérdés, ha nem lenne itt egy jókora talány: nevezetesen az, hogy a kétszáz-egynéhány *Fusarium* faj túlnyomó többségében, 80%-ában, nem ismerjük a perfekt, ivaros alakot, s úgy tudjuk, egyáltalán nem működik bennük az új változatok létrehozására oly igen alkalmas *meiózis*. (Az egész gombavilágot tekintve az ismert fajok több mint egyötöde ilyen.) Ezek a fajok élnek tehát az *r*-stratégista szervezetek sivár és egyhangú sorsát, ha szaporodásuknak nincs korlátozó tényezője, akkor 60–80-percenként osztódnak, de ha olyan kihívással találkoznak (új gombaölő szerrel, klímaváltozással, rezisztens növényfajttal), amelyre genetikai felkészültségük elégtelen volta miatt nem tudnak válaszolni, akkor elhullanak. Ez azonban éppen nem jellemző a *Fusarium* fajokra, inkább az tapasztalható, hogy nagyon is agresszíven terjednek, újabb és újabb élőhelyeket hódítanak meg. S minden jel arra mutat, hogy az aszexuálisnak tartott, a *meiózis* áldásaiból kizárt *Fusarium*ok semmivel sem kevésbé alkalmazkodóképesek, semmivel sem kevésbé sokszínűek, mint azok a társaik (vagy más gombák), amelyekben több-kevesebb rendszerességgel működik a genetikai rekombináció eme nagy hatású folyamata. Nyilvánvaló, hogy ezekben a gombákban alternatív mechanizmusok munkálkodnak a sokszínűség fenntartásán, vagy rejtőzködő ivaros folyamatok dolgoznak bennük.

Az aszexuális *Fusarium*ok közötti genetikai információcsere egyik lehetősége a *paraszexuális rekombináció*, azaz a vegetatív sejtek fúziója révén bekövetkező heterokariózis (genetikai sokmagvúság), a szomatikus diploid állapot kialakulása és az azt követő szegregáció, ami a tulajdonságok újrakeveredését eredményezi. Ez a folyamat jól modellezhető kísérletes körülmények között: auxotróf mutánsok minimál táptalajon történő pároztatásával kieroszakolható a heterokarion állapot. De csak igen kis gyakorisággal! Működik ugyanis – fajon belül is – egy hatékony önkorlátozó mechanizmus, a vegetatív inkompatibilitás, amely a sejtfalban és a periplazmatikus térben található makromolekulák saját-idegen felismerésén alapul, bonyolult poligénes, multiallélus rendszer szabályozza, és az a funkciója, hogy megakadályozza az életképes, nagyon alkalmazkodni tudó vonalak, esetleg specializálódott kórokozók genetikai állományának kihígulását [3].

Természetesen a paraszexuális rekombináció a mi kísérleteink előtt is ismert volt, *Fusarium*okban is leírták, de mert a szomatikus diploid állapotot és az indukált szegregációt ezekben a gombákban nem sikerült tetten érni, kétkedve fogadták a korai eredményeket. A mi kísérleteinkben az számított előrelépésnek, hogy nemcsak szelekciónak kitett markerek komplementálódása alapján igazoltuk a parasexualitás működését *Fusarium*okban, hanem semleges markerek (fungicid rezisztencia, pigmentképzés) új kombinációinak megjelenését is felhasználtuk bizonyítékként. Bemutattuk továbbá, hogy a vegetatív inkompatibilis törzsek között protoplasztok fúziójával (az inkompatibilitásért felelős sejtalkomponensek eltávolításával) stabil rekombinánsokat lehet létrehozni, de újfent csak kicsiny gyakorisággal. Amikor ugyanazon fajba tartozó különböző specializálódott formákat (ezek morfológiailag egyformák, csak más-más gazdanövényt fertőznek) próbáltunk protoplasztfúzióval paraszexuális rekombinációra bírni, kiderült: bármennyi törzset vontunk is be a kísérletekbe, a legtöbb forma között nem működött ez a rekombinációs mechanizmus, mert citoplazmás inkompatibilitási faktorok vagy a fajhatárokat feszegető genetikai különbségek gátolták azt [4]. Következésképpen tehát kimondhatjuk: az aszexuális *Fusarium*okban keletkezhetnek a biológiai sokszínűséget támogató új változatok paraszexuális úton, de ez a szomatikus sejtek egyesülésén alapuló mechanizmus ritka, és csak közel-rokon törzsek között működik.

A '90-es évek elejéig nagyon kevés és bizonytalan információ állt rendelkezésünkre a gombák kariotípusáról. Nem ismertük a kromoszómák számát, méreteit, s a genom nagyságára vonatkozóan is csupán elnagyolt becslések jelentek meg, mert a gombakromoszómák mikroszkópos vizsgálatát akadályozta azok törékenysége és piciny volta. A pulzáltatott mezejű elektroforézis módszer alkalmazásával mi közöltünk először adatokat egy sor mikotoxin-termelő *Fusarium* faj kariotípusára. Azt találtuk, hogy a kromoszómák száma ezekben a fajokban 6 és 9 között változik, nagyságuk 0,4 és 7 Mb között mozog, a haploid genom mérete pedig 30–40 Mb közötti [5].

Bár ezek fontos adatok voltak, a munkát alapvetően leíró jellegűnek minősíthetjük. A fajon belüli különbségek feltárására irányuló vizsgálatok azonban új felismeréseket is hoztak. Amikor a *Fusarium acuminatum* két alfajának kariotípusát hasonlítottuk össze, kiderült, hogy a két közel-rokon gomba egyikében 8, a másikában csupán 3 kromoszómaméretű DNS-molekulát lehetett kimutatni, amelyek 9, illetve 6 kromoszómát reprezentáltak, s a genomméretekben is igen jelentősek voltak az eltérések [6]. Még érdekesebb volt az az eredmény, amit egy másik faj, a *Fusarium sporotrichioides* esetében kaptunk. Itt 26 különböző vonalat (törzset) vizsgáltunk meg, és azt

találtuk, hogy a nagy kromoszómák tekintetében minden vonal egységes volt, a kicsikében viszont mindegyik különbözött. A 0,7 és 1,6 Mb közötti mérettartományba eső mini-kromoszómák tartalmaztak a nagyokkal homológ szakaszokat éppúgy, mint specifikus szekvenciákat [7]. Ez a *kromoszómapolimorfizmus* lehet az aszexuális *Fusariumok* változékonyságának második lehetséges tényezője. Nyilvánvaló, ha kromoszóma-átrendeződések történnek valahol a monoton mitózisos osztódások végtelen sorában, s nincs meiózis, amely ezt észrevenné és korrigálni tudná (akár a deviánsok elvetése árán), akkor az átrendeződések tulajdonságváltozással járnak, hiszen történhetnek génvesztések, vagy gének kerülhetnek új környezetbe, ahol működésük módosul [8]. A genetikai irodalomból ismert volt, hogy ilyen átrendeződéseket okozhatnak fizikai beavatkozások vagy mobilis genetikai elemek; transzpozonok, esetleg retroelemek. Igen ám, de ilyen elemek létét és működését csak a genetika modellszervezeteiben igazolták a '90-es évek közepén, amikor mi ezeket a kísérleteket végeztük. Az általunk vizsgált, mikotoxin-termelő *Fusarium* fajokban még hírből sem voltak ismertek. *Fusarium poeae*ban viszont találtunk egy különös, repetitív elemet, a ZIT1-et, amelynek az volt a legfőbb érdekessége, hogy csak a polimorf kromoszómák régiójában volt jelen. A nem változékonny kromoszóma-tartományban hiányzott. Amikor klónoztuk az elem egy darabját, és szekvenciaelemzésnek vetettük alá, kiderült, hogy ez a genomban több kópiában elszórt elem a retrotranszpozonok *gag* génjeivel mutatott hasonlóságot, tartalmazta az ilyen elemekre jellemző belső, fordítottan ismétlődő motívumokat, s jelen volt benne egy tipikus cinkujj-motívum is. Semmi jelét nem tapasztaltuk annak, hogy ez az elem aktív transzpozícióra lenne képes, sőt az a valószínű, hogy réges-régen nyugvó állapotban van. Ez azonban nem baj. A ZIT1 értékét és különlegességét az adja, hogy kizárólag a polimorf kromoszómákban fordul elő, s kiválóan alkalmas arra, hogy az általa biztosított homológ szakaszok mentén *kromoszóma-átrendeződések*hez vezető tapadások és törések történjenek a mitózis alkalmával, ezzel gerjesztve változatosságot az ivaros rekombinációt nem használó *F. poae* belül [9].

A sokszínűség fenntartásához hozzájárulhat egy harmadik tényező is. Bizonyos fajokban meglepően nagy számban fordulnak elő autonóm módon replikálódó, *kettős szálú RNS-elemek* (dsRNS). Kimutattuk, hogy a *Fusarium poae*nak minden törzse hordoz ilyen elemeket, amelyek nagysága 0,8 és 15 kb között változik, egyesek közülük képesek virion-formát is ölteni, és 25–30 nm átmérőjű izometrikus partikulumok alakjában jelennek meg; mások csupaszon maradhatnak [10]. A legkülönösebb ezekben az elemekben az volt, hogy a frissen gyűjtött izolátumokban még nem voltak kimu-

tathatók, csak a tenyészetben való tartással, a gombatörzsek előregedésével szaporodtak fel jól detektálható mértékben. Bár nagyon változatos mintázatban voltak jelen a *F. poae* különböző törzseiben, de – nukleinsav-hibridizációs kísérletben – kiderült, hogy vegetatív inkompatibilis, tehát genetikailag átjárhatatlan törzsek is tartalmazták ugyanazokat az elemeket. Egy domináns, sok törzsben előforduló elemet beható vizsgálatnak vetettünk alá, s megállapítottuk róla, hogy a 25 nm-es kapszidburokba két, egyenként 2,2 kb nagyságú, kétszálú RNS-molekula van csomagolva, az egész lény csupán két genetikai információt tartalmaz: egy dsRNS-függő RNS-polimeráz kódját és a köpenyfehérje kódját. Fennmaradása és replikációja a gazdasejt terhére történik. Valahogy közlekedni tud a genetikailag egyébként átjárhatatlan gombaegyedek között, de hogy miként, azt nem ismerjük [11]. Életfeltételeit mindenesetre sok helyütt megtalálja, hiszen kísérletes körülmények között *Fusarium*ból *Aspergillus*ba is át tudtuk vinni őket protoplasztfúzió segítségével [12].

Az aszexuális *Fusarium*oknak tehát legalább háromféle lehetőségük van genetikai megváltozásra, ezáltal a biológiai sokszínűség fenntartására: a paraszexuális rekombináció, a kromoszóma-átrendeződések és a mikovírusok migrációja. De valószínű, hogy nemcsak ezek a korlátozott kiterjedésű és hatékonyságú mechanizmusok működnek bennük!

Amikor fonalas aszkomicéta-modellszervezetekben, elsősorban *Neurospora*-ban és *Podospora*-ban, mélyebb molekuláris genetikai vizsgálatoknak vetették alá a párosodás kérdését, kiderült, hogy az egyedek s a belőlük fejlődött telepek párosodási típusát („ivarát”) ún. *MAT* idiomorfok határozzák meg. Így van ez a *Fusarium* nemzetségben is. A *MAT* gének transzkripciósfaktorokat kódolnak, e faktorok pedig működésbe hozzák a feromonok és a feromonreceptorok bioszintézisét irányító géneket. A feromonok kölcsönös kibocsátása és kölcsönös észlelése biztosítja a megfelelő partner felismerését. Más célpontjaik is vannak a transzkripciósfaktoroknak: segítik a két eltérő szülői sejtmag felismerését, és mozgásba hozzák azokat a morfogéneket, amelyek az ivaros képletek (csat, protoperitécium, perithécium) kialakulását irányítják.

A transzkripciósfaktorokat kódoló *MAT* génekben vannak olyan konzervatív motívumok – az ún. HMG-box, illetve az alfa-box –, amelyek léte megkönnyíti az ilyen gének izolálását vagy kimutatását korábban ilyen szempontból nem vizsgált gombákban is [13]. Ennek alapján terveztünk mi is *Fusarium*okra specifikus oligonukleotid indítószekvenciákat, hogy megvizsgáljuk: tartalmaznak-e párosodástípus-géneket azok a gombák, amelyeket a tudomány szigorúan aszexuálisaknak ismer. Nagyon sok fajt,

azok számos törzsét megvizsgáltuk, és mindegyikben megtaláltuk a párosodási típust hordozó géneket. Vagy a hím-, vagy a női ivarjellegűt, de valamelyiket mindig. Ráadásul, az ún RT-PCR technika segítségével, amely messengerRNS-eket képes észlelni, azt is bizonyítottuk, hogy ezek a gének működőképesek, mi több, a gombatelep fejlődésének első pillanatától dolgoznak. Szinte a bölcsőben is van tehát készenlét a párosodásra! Eszerint aszexuális gombákban is kapnak utasítást a feromonok és feromonreceptorok bioszintézisét irányító gének, de hiába hemzsegnak egymás körül az ellentétes ivarjellegű egyedek (kísérletben akár óriási tömegben össze is keverhetők), mégsem hajlanak a párosodásra. Az aszexuális fajok egyedei eddigi tudásunk szerint soha, a szexuális fajok egyedei közül pedig csak a kivételesen egymásnak rendelt partnerek fogadják el egymást.

Magyarázható a jelenség, mert az RT-PCR-rel kapott jelek gyengék voltak, ami arra enged következtetni, hogy a *MAT* génekről – alapállásban – csak nagyon halovány transzkripció történik. Ennek megfelelően gyenge utasítást kapnak a feromontermelést irányító gének, következésképp kevés feromont bocsát ki a párját kereső gombatelep. (Általában a fonalas aszkomiceták oly kevés feromont termelnek, hogy még a rendszeresen párosodó fajokból is csak elvétve sikerül ilyen anyagok kinyerése. Mindössze egyetlen feromon prekursor kódoló gént ismerünk, azt is *Cryphonectriából*.) Ha azonban alkalmas partner fogadja a jelzést, és saját feromonjával ő is visszajelez, ez felerősíti a *MAT* gének transzkripcióját, a telep fokozni tudja feromontermelését. A bátorító jelzésére harsányabb válasz érkezik, s néhány odavissza történő üzenet után megtörténhet a párosodás. (Az ismételt jelzések nem ritkák a gombák kommunikációs világában, többszörös jelfogás szükséges akár a kórokozó, akár a szimbiotikus kapcsolat kialakulásához. Gondoljunk csak a zoospórák gombák célzott gazdanövény-keresésére és behatolási törekvéseire vagy a mykorrhiza gombák kolonizációs próbálkozásaira!)

Meggyőződésünk tehát, hogy a jelen tudásunk szerint kizárólag ivartalan reprodukcióra képes *Fusarium*okban is működik valahol egy ritka és *rejtőzködő szexuális rekombináció*, amely amellet, hogy segít a fajhatárokon belül tartani a klónként szaporodó vonalak millióit, hozzájárul alkalmazkodóképességük kiteljesedéséhez, biológiai sokszínűségük fenntartásához, a másik három mechanizmussal: a paraszexuális rekombinációval, a kromoszómaátrendeződésekkel és a mobilis elemek működésével együtt.



Sokféle csodája van a természetnek, még az is lehet, hogy ezek között nem a *Fusarium*ok reprodukciós stratégiái a legérdekesebbek. Azért ebben

is van elegendő szépség, ráadásul nem is haszon nélkül való. Ha jobban ismerjük fontos kórokozó és mikotoxin-termelő gombák reprodukciós stratégiáit, akkor hatékonyabban tudunk ellenük védekezni, ártalmaikat ügyesebben elkerülhetjük. Ez azonban kicsit általános ígervény, ezért szeretnék néhány erősebb bizonyítékot bemutatni az e téren folytatott munkánk gyakorlati hasznosulására.

Nagyon fontos lenne, hogy a növényvédelem céljaira kifejlesztett *gombaölő szerek*ről már forgalomba hozataluk előtt azt is megtudjuk, milyen valószínűséggel alakul ki ellenük *rezisztencia* abban a kórokozó-populációban, amely ellen intenzíven használják majd az adott készítményt. Így ugyanis elővigyázatossági intézkedéseket lehetne tenni, tervszerű szerrotációt vagy szerkombinációt lehetne idejében bevezetni, s nem csupán a baj észlelése (a rezisztencia megjelenése) után intézkedni, megkésve és kapkodva. Kevés az olyan növényi kórokozó, amely alkalmas genetikai analízisre, hiszen nemcsak a *Fusarium*okban esetleges vagy hiányos az ivaros rekombináció. Ilyenkor igénybe vehetjük a paraszexuális rendszert. Mi még a '80-as évek közepén ilyen eszközökkel bizonyítottuk azt, hogy a *Fusarium oxysporum*-ban a nagyfokú, a gyakorlati védekezést is veszélyeztető benomilrezisztenciához két, szinergista kölcsönhatásban működő gén jelenléte szükséges [14]. A szinergizmus biokémiai hátterére is sikerült fényt deríteni a paraszexuális úton előállított rekombinánsok vizsgálatával [15]. Sőt, javaslatot tudtunk tenni a rezisztenciát késleltető szerkombináció összeállítására is [16].

Hatalmas a növény-kórokozó gombák világa. Több mint 20 000 olyan fajt tartanak nyilván, amely képes magasabb rendű növényeken élőködő életmódot folytatni. Kevés olyan van azonban közöttük (pl. rozsdagombák, egyes peronoszpórafélék), amelyeknek jól ismernénk a *kórtani változatait*: tudnánk azt, hogy milyen rasszaik vagy patotípusaik vannak. Általában nagyon nehéz az ilyen *kórtani változatok azonosítása*, mert lényeges morfológiai vagy mérhető fiziológiai különbségek nincsenek közöttük, csak virulenciájuk eltérő. A virulenciában meglevő különbségek megállapításához viszont differenciáló tesztnövények sorára van szükség, olykor botanikus-kerti ritkaságokra, ami az egész azonosítási munkát drágává és rendkívül hosszadalmassá teszi. A nemesítési célok megfogalmazása és az egész rezisztencianemesítő munka megkezdése előtt azonban feltétlenül föl kellene térképezni: mely rasszai és biotípusai vannak jelen az országban az adott kórokozónak? Ritkán végezzük el ezt a munkát, pedig viszonylag egyszerű molekuláris bélyegekkel kivitelezhető volna. Borsónemesítők megkeresésére megvizsgáltuk, milyen rokonsági viszonyokat tartanak fenn a tracheomikózist okozó *Fusarium oxysporum* f. sp. *pisi* hazai törzsei a világon

ismert rasszokkal (amelyekből hatot ismerünk). Egy viszonylag egyszerű DNS-ujjlenyomat-vizsgálattal megállapítottuk, hogy ennek a kórokozónak három alcsoportja van, ezek közül kettő (az 1. és a 2. rassz) hazánkban is fellelhető, a harmadik (amelyet a 4., az 5. és 6. rassz alkot) csak Észak-Amerikában honos. A DNS-polimorfizmus-mintázatok alapján elkészített törzsfából az is kiderült, hogy az 1. rasszba tartozó izolátumok nagyon heterogének, s ebből a csoportból szakadt ki az 5. és a 6. rassz. Nem ajánlható tehát, hogy erőteljes, rassz-specifikus rezisztenciát építsenek ki az 1-es rasszal szemben, mert várható, hogy annak forrongó, heterogén populációja szinte azonnal új, virulens változatot fog kitermelni, válaszul a rezisztens fajta bevezetésére. Inkább ajánljuk a tartós, poligénesen szabályozott, szántóföldi rezisztencia kialakítását. Nem úgy a 2. rassz esetében: ez homogén és stabil populációt képezett, prognózisunk szerint a rassz-specifikus, vertikális típusú, erőyes rezisztencia jól fog működni ellene [17].

A toxintermelő gombák és a mikotoxinok kimutatására hatékony klasszikus mikrobiológiai módszerek és pontos analitikai eljárások állnak rendelkezésre. Gondot jelent azonban az, hogy a gombák azonosítása hosszadalmas munka, különösen képzett szakembert igényel, emiatt költséges, rutinlaboratóriumokban szinte kivihetetlen. A mikotoxinanalízis pedig komoly berendezéseket kíván, és előzetes mikrobiológiai információ híján túl sokféle vegyületet kellene kimutatni; ez a megközelítés így nagyon munkaigényes és fokozottan drága. Gyors, nukleinsav-alapú vizsgálatokkal viszont megoldható lenne az előszűrés vagy a tömeges szűrés. A trichotecén-termelő gombák gyors kimutatására izoláltuk *Fusarium poae*-ból a trichodienszintáz enzimet kódoló gént. (Ez az enzim a trichotecén-bioszintézis kulcslépést katalizálja. A koenzim-A-ból származtatható lipidek szintézisébe avatkozik be, egy mellékutat hasít le abból, amikor izomerizálja, majd ciklizálja a farnesil-pirofoszfátot, és létrehozza így a trichotecén vázat.) Összehasonlítottuk az ismert trichodien-szintáz géneket, meghatároztuk a variábilis régiókat, és olyan próbát hoztunk létre, amellyel nanogramm mennyiségben észlelhető a toxintermelő gomba, és egyes penészflórából – telephibridizálással – három nap alatt ki lehet mutatni a triochotecén-termelő telepeket [18]. Van a módszernek PCR-alapú változata is, sőt az RNS-t észlelő RT-PCR is kivitelezhető.

Ha a Kárpát-medence legsúlyosabb növénykórtani gondjáról kellene szavaznunk, akkor valószínű, hogy egyhangúlag a kalászfuzariózisra esne a választás. Tényleg nagy a baj, a növénynemesítők legáldozatosabb és legtisztességesebb törekvései sem járnak átütő sikerrel. Bizonytalan a járványelőrejelzés, a vegyszeres kezelést pedig – megfelelő előrejelzés híján – két-

szer is meggondolják a termesztők, hiszen egyetlen permetezés hektáronként fél tonna búzatermés árába kerül, amit nem bír el ma a magyar mezőgazdaság. Most folyó vizsgálatainktól azt reméljük, hogy az előrejelzést pontosabbá tehetjük, és segíthetünk a nemesítési stratégiák kijelölésében. Az a legfőbb gond, hogy tankönyvekben rögzült legendák vannak közkezen erre a betegségre nézve, miközben nem volt pontos felmérés arra (nemcsak nálunk, másutt sem), mikor támadnak a kórokozók, melyek a domináns fajok, nem módosult-e a fajspektrum vagy a kórokozók viselkedése a klímaváltozás és a termesztéstechnológiában történt változások következtében. Nem lustaság vagy tudatlanság miatt maradtak el a felmérések, egyszerűen nem volt alkalmas módszer rá. Mi most az ország 15 helyszínén veszünk mintákat a virágzástól a betakarításig, rögzítjük a meteorológiai adatokat is (óránkénti bontásban hőmérsékletet, csapadékot, levélnedvességet, relatív páratartalmat). S ami a legfontosabb, s amire hagyományos eljárással eddig semmi lehetőség nem volt, a búzakalászmintákban PCR-alapú módszer segítségével mutatjuk ki a betegségért felelős gombafajok jelenlétét. Nagyon korán, messze a tünetek megjelenése előtt, akkor ugyanis már késő lenne, hiszen nem a valódi kórokozót, hanem egy másodlagosan megtelepedett, szaprofiton gombát találnánk meg, ami akár még nagyobb mikotoxinveszélyt jelenthet. Kerestük tehát azokat fajokat, amelyeket tankönyveink fő kórokozónak tartanak, meg azokat is, amelyeket nem. Igen jó esélyünk van a pontos diagnózisra, hiszen 0,0004 ng/ml mennyiségű gomba-DNS-t is észlel a módszer, még hozzá fajspecifikusan. Négy évre tervezzük ezeket a kísérleteket, s még csak félidőtájt vagyunk a munkában. De azért az máris jelentős felismerés, hogy alig találunk fertőzésre utaló nyomot virágzáskor, még esős vidéken sem, pedig úgy tudtuk, akkor támadnak ezek a gombák, s volt olyan helyszínünk, ahol ebben az időszakban 30–50 mm csapadék zúdult a búzatáblára. Tejes éréskor is csak az a faj, a *Fusarium poae* volt kimutatható nyomokban, amelynek eddig nem tulajdonítottak túlzott jelentőséget, hiszen mesterséges fertőzésekben gyenge kórokozóként viselkedik. Aratásra azonban ez a veszélyes, toxintermelő gomba már majdnem mindenütt jelen volt a mintákban, miközben a fő kórokozóként számon tartott *Fusarium graminearum* és *Fusarium culmorum* nem bukkant elő gyakrabban, mint azok a fajok, amelyekről eddig úgy véltük, nálunk búzán nem is fordulnak elő.

★

Hálásan köszönöm minden korábbi és mai munkatársamnak, mestereimnek és tanítványaimnak azt, hogy velük dolgozhattam ezen a témán. Sze-

retném folytatni kutató- és oktatómunkámat, abban a reményben, hogy születnek belőle újabb elméleti felismerések és a gyakorlatban hasznosuló eredmények egyaránt az engem felnevelő és megtartó tágabb közösség, Magyarország javára.

Irodalom

- [1] Amsellem Z., Kleifeld, Y., Kerényi, Z., Hornok, L., Goldwasser, Y., Gressel, J. (2001): Isolation, identification, and activity of mycoherbicide pathogens from juvenile broomrape plants. *Biological Control*, 21, 274–284.
- [2] Hornok, L., Fekete, C., Giczey, G. (1996): Molecular characterization of *Fusarium poae*. *Sydowia*, 48, 23–31.
- [3] Hornok L. (1991): Kórtani specializáció és genetikai izoláltság a *Fusarium oxysporum*-ban. *Növénytermelés*, 40, 261–267.
- [4] Molnár, A., Sulyok, L., Hornok, L. (1990): Parasexual recombination between vegetatively incompatible strains in *Fusarium oxysporum*. *Mycological Research*, 94, 393–398.
- [5] Fekete, C., Nagy, R., Debets, A. J. M., Hornok, L. (1993): Electrophoretic karyotypes and gene mapping in eight species of the *Fusarium* sections *Arthrosporiella* and *Sporotrichiella*. *Current Genetics*, 24, 500–504.
- [6] Nagy, R., Hornok, L. (1994): Electrophoretic karyotype differences between two subspecies of *Fusarium acuminatum*. *Mycologia*, 86, 203–208.
- [7] Nagy, R., Táborhegyi, É., Wittner, A., Hornok, L. (1995): Mini-chromosomes in *Fusarium sporotrichioides* are mosaics of dispersed repeats and unique sequences. *Microbiology*, 141, 713–719.
- [8] Hornok, L. (1999): Chromosomes, karyotype analysis, chromosome rearrangements in fungi. *Acta Microbiologica et Immunologica Hungarica*, 46, 273–278.
- [9] Fekete, C., Hornok, L. (1997): A repetitive DNA sequence associated with karyotype variability in *Fusarium poae*. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 32, 29–38.
- [10] Fekete, C., Giczey, G., Papp, I., Szabó, L., Hornok, L. (1995): High-frequency occurrence of virus-like particles with double-stranded RNA genome in *Fusarium poae*. *FEMS, Microbiology Letters*, 131, 295–299.
- [11] Compel, P., Papp, I., Bibó, M., Fekete, C., Hornok, L. (1998): Genetic interrelationships and genome organization of double-stranded RNA elements of *Fusarium poae*. *Virus Genes*, 18, 49–56.
- [12] Kerényi, Z., Táborhegyi, É., Pomázi, A., Hornok, L. (1997): Within-species variability of *Fusarium poae* assessed by vegetative compatibility and RAPD polymorphism. *Plant Pathology*, 46, 882–889.

- [13] Van Diepeningen, A. D., Debets, A. J. M., Slakhorst, S. M., Fekete, C., Hornok, L., Hoekstra, R. F. (2000): Interspecies virus transfer via protoplast fusions between *Fusarium poae* and black *Aspergillus* strains. *Fungal Genetics Newsletter*, 47, 99–100.
- [14] Kerényi, Z., Zeller, K., Hornok, L., Leslie, J. F. (1999): Molecular standardization of mating type terminology in the *Gibberella fujikuroi* species complex. *Applied and Environmental Microbiology*, 65, 4071–4076.
- [15] Molnár, A., Hornok, L., Pesti, M. (1985): The high level of benomyl tolerance in *Fusarium oxysporum* is determined by the synergistic interaction of two genes. *Experimental Mycology*, 9, 326–333.
- [16] Gasztonyi, M., Josepovits, G., Molnár, A., Hornok, L. (1987): Biochemical background of resistance to benomyl in genetically different strains of *Fusarium oxysporum*. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 29, 17–24.
- [17] Hornok, L., Molnár, A., Oros, G. (1988) Variations in sensitivity to benzimidazole and non-benzimidazole fungicides of genetically different benomyl resistant *Fusarium oxysporum* strains. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 23, 3–10.
- [18] Pomázi, A., Wittner, A., Pesti, M., Hornok, L. (1994): A PCR-generated simple RFLP-probe differentiates three distinct groups within *Fusarium oxysporum* f.sp. *pisi*. *Acta Phytopathologica et Entomologica Hungarica*, 29, 203–213.
- [19] Fekete, C., Logrieco, A., Giczey, G., Hornok, L. (1997): Screening of fungi for the presence of the trichodiene synthase encoding sequence by hybridization to the *Tri5* gene cloned from *Fusarium poae*. *Mycopathologia*, 138, 91–97.

Horváth József

AZ MTA RENDES TAGJA

A SOLANUM-GÉNCENTRUMOK GAZDA-VÍRUS KAPCSOLATAI: REZISZTENCIAVIZSGÁLATOK *EX SITU*

Elhangzott 2001. december 13-án

„Broadening the genetic base of potato with locally adapted, pest- and disease-resistant germplasm will ensure the sustainable and environment-friendly production of this crop. However, ... the need for broadening the genetic base in potato may be for specific chromosomes or regions within chromosome arms.”

(R. Ortiz, 2001.)*

Bevezetés

Mindenekelőtt köszönetemet és hálámat szeretném kifejezni a Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának azért, hogy javasolt az MTA Elnökségének az Akadémia rendes tagjává történő választásra. Ugyanilyen köszönettel és hálával tartozom a Magyar Tudományos Akadémia Elnökségének és a 2001. év május 7-i 168. közgyűlésnek, hogy tagjai közé választott.

* Ortiz, R. (2001): The state of the use of potato genetic diversity. In Cooper, H. D., Spillane, C. and Hodgkin, T. (eds): *Broadening the Genetic Base of Crop Production*. CABI Publishing, CAB International, Wallingford, 2001. 181–200.

A mai napon – pályafutásom 45. esztendejében – kerül sor arra, hogy az MTA rendes tagjává történő választásomat követően székfoglaló előadást tartsak.

Visszatekintve tudományos pályafutásom legszebb emlékeire, nem mulaszthatom el, hogy ne emlékezzek azokra az évekre, amikor a Magyar Tudományos Akadémia 1967-ben kandidátusi, 1977-ben doktori értekezésem megvédéseinek és 1996-ban akadémiai levelező taggá választásom alkalmából megtartott székfoglaló előadásomnak adott otthont, és vele mindmáig emlékezetes, hitet és erőt adó megbecsülést és ösztönzést.

Székfoglaló előadásom, *A Solanum géncentrumok gazda-vírus kapcsolatai: rezisztenciavizsgálatok ex situ*, olyan témával foglalkozik, amely tudományos pályafutásomat végigkísérte. A régi időkre, a régi tudományra és kutatói pályafutásom első éveire emlékezve engedjék meg, hogy A. Kornberg (1995) gondolatait idézzem a régi tudományról [1]: „There were no grants then, laboratory resources were meager, and academic jobs were almost nonexistent. Those were not the good old days. But rich or poor, science is great! To frame a question and arrive at an answer that opens a window to yet another question, and to do this in the company of like-minded people with whom one can share the thrill of unanticipated and extended vistas, is what science is all about.” Igen, én is ilyen körülmények között, de hasonlóan gondolkodó, kiváló emberek társaságában dolgozhattam, olyanokkal, akik közül többen itt vannak közöttünk. Szomorúsággal tölt el, hogy egykori tanítómesterem, Dr. Szirmai János, a magyarországi növényvirológusok doyenje már nem lehet közöttünk. Székfoglaló előadásommal rá emlékezem.

Ezek után engedjék meg, hogy a tudományos pályámon elért néhány eredményről beszéljek. Egyetemi tanulmányaim befejezését követően, az 1950-es évek második felében a növényvirológia talán a legszínesebb és leggazdagabb deszkriptív és diagnosztikai korszakát élte. Első tudományos olvasmányaim közé tartozott a *Virusresistenz der Wildkartoffeln* című tanulmány, amely a második világháborúban a keleti harctéren elhunyt G. Stelzner német víruskutató hátrahagyott kutatási eredményeit tartalmazta, és amelyet M.-L. Baerecke és H. Ross, a német Max-Planck Institut für Züchtungsforschung akkori kutatói jelentettek meg 1950-ben a *Z. für Pflanzenzüchtung* című német, előkelő, tudományos folyóiratban [2]. A 23 oldalas tanulmány „Bevezető”-jében a következők olvashatók: „Die moderne Züchtungslehre hat Beispiele geliefert, dass Resistenzeigenschaften der Wildpflanzen sehr wohl auf ihre als Kulturpflanzen genutzten verwandten Arten übertragen werden können. Das die Kreuzungen zwischen

Wild- und Kulturpflanzen aber trotzdem von grossem Wert sein können, haben unsere Arbeiten zur Schaffung resistenter Stämme offen dargelegt. Nach den vielseitigen Erfahrungen ist die Variabilität der Eigenschaften bei Wildpflanzen wesentlich grösser als bei Indianerkartoffel oder unseren Kultursorten. Es besteht daher die Aussicht, im Bereich der Wildkartoffel etwas Brauchbares, auch für die Züchtung auf Virusresistenz, zu finden." Ezek a gondolatok nagy hatással voltak rám, és virológiai pályafutásom alatt az a szándék vezetett, hogy megismerjem a növény-vírus kapcsolatokat természetét, és olyan összefüggéseket tárjak fel a növények és a vírusok között, amelyek a hazai és az egyetemes növényvirológia számára is újak, fontosak és hasznosak.

Azt követően, hogy a Magyar Tudományos Akadémia 1995 decemberében levelező tagjai sorába fogadott, 1996. február 15-én székfoglaló előadást tartottam *Növényvírusok in vivo* címmel [3]. Ebben az előadásban a mesterséges és természetes gazda-vírus kapcsolatokkal, a rezisztencia, az immunitás és a fogékonyság kérdéseivel foglalkoztam. Vizsgálataim során mintegy 160 új növény vírusfogékonyságát állapítottam meg, és a tudományra nézve új, a Bromovirus, Rhabdovirus, Tymovirus és Potyvirus nemzetségbe tartozó vírusokat izoláltam és identifikáltam. A mostani székfoglaló előadásomban tudományos pályafutásom legszebb éveire emlékezem, és azokkal a kérdésekkel foglalkozom, amelyek mind a mai napig kíváncsisággal, örömmel és boldogsággal töltöttek el. Ezekben a munkákban a genetikai diverzitás szempontjából leggazdagabb növénynek, a burgonyának és a vad *Solanum* fajoknak a legfontosabb, legkomplexebb és legjobban elterjedt növényi kórokozókkal, a vírusokkal kapcsolatos gazda-parazita kapcsolatai jutnak kifejezésre. Az előadás első részében áttekintést adok a burgonya származásáról, világélelmezési szerepéről, a károsítóiról, a géncentrumokról és az expedíciókról, a rezisztenciagénokről és a patogénokról, a rezisztenciára nemesítés alapkérdéseiről, a „zöld forradalom” (green revolution) szerepéről és a transzgénikus burgonyáról. Az előadás második részében azokról a saját kutatási eredményekről számolok be, amelyek a vad *Solanum* fajok *N* génen alapuló hiperszenzitív és *R* génen alapuló extrém rezisztenciájával, valamint a burgonyapatogén vírusokkal elért új hazai eredményekkel kapcsolatosak. Munkám során bámulattal töltöttek el a forma- és színgazdag vad *Solanum* fajok, amelyeknek nemcsak látványa, hanem biotikus és abiotikus tényezőkkel szembeni rezisztenciája is csodálatra méltó.

A burgonya (*Solanum tuberosum* L.)

Származás

Mindenekelőtt hangsúlyozni szeretném, hogy a nyugati és a keleti félteke közötti kapcsolat, a népek, növények, állatok és kultúrák cseréje Don Cristóbal Colón (Kolumbusz Kristóf, 1447–1506), genovai származású, spanyol kapitány nyugat-indiai és dél-amerikai felfedező történelmi útjával kezdődött el 1492-ben, bár Amerika Kolumbusz előtti történelmének több, eddig axiómaként kezelt tételét megkérdőjelezzik a legújabb kutatások az Amerikai Egyesült Államokban [4]. A 15. és 16. századot, a reneszánsz kort a nagy felfedezések korának is szokás nevezni. E rövid kitérőt nem azért tartottam fontosnak megemlíteni, mert az Indiába vezető út és Amerika felfedezése után kezdődik el a tengerhajózás felvirágzása, a hajóépítés fejlődése, a lavírozás tudományának tökéletesedése, a matematikai és csillagászati ismeretek előrehaladása, hanem azért, mert a felfedezőutakkal, az óceánok legyőzésével lehetővé vált a burgonya dél-amerikai felfedezése, a spanyolok nagy felfedezése, a burgonya Európába kerülése és a burgonyának az emberiség táplálkozásában betöltött vezető szerepének felismerése. A burgonya eredetének központja Dél-Peru (Andok hegység) és Észak-Bolívia. A Magyarországnál több mint tízszer nagyobb (1311 ezer km²) Peruban megtalálhatók a Föld legfontosabb tájtípusai, felszíni formái, növényzeti és éghajlati övei. Az arktikus régiótól a mérsékelt, a tropikus, a szubtropikus és sivatagi tájakig minden előfordul. Talán ezek az igen eltérő ökológiai tényezők teremtették meg azt a formagazdagságot, genetikai sokszínűséget, ami egyetlen más növényre sem jellemző. A Bolívia és Peru határán lévő Titicaca-tó környéke – amely a Föld legmagasabban (3812 m) fekvő, 8200 km² területű, 390 km hosszú tava – a burgonyaexpedíciók régóta közkedvelt célpontja. Archeológiai és radio-karbon-vizsgálatok adatai szerint a burgonya itt már hétezer évvel ezelőtt is ismert volt, és vannak olyan jelenleg is ismert fajok (*Solanum andigena*, *S. canasense*, *S. phureja*, *S. stenotomum*), amelyek nyolcezer éves kultúrnövények. Ezek közül különösen érdekes a diploid *Solanum stenotomum*, amelynek számos fajtája először domesztikálódott [5].

Peru meghódítója, Francisco Pizarro volt az első európai, aki 1533-ban először látott burgonyát. A spanyolok csendes-óceáni térhódítása Dél-Amerika irányában a burgonya „megtalálásához” vezetett. Salaman [6] történetírásából ismert a burgonya botanikai és étkezésre alkalmas jellemzése: „Pflanzen mit wenigen blattvioletten Blüten und mehligem Wurzeln, von

angenehmen geschmack, eine für die Indianer sehr annehmbare Gabe und ein leckeres Gericht sogar für Spanier.”

Sir Francis Drake (1578) angol kutató Mocha (Dél-Amerika) szigetén végzett kutatásai során megállapította, hogy a burgonya az indiánok legfontosabb tápnövénye. Érdekes megemlíteni, hogy a Mellado-enciklopédia (1565) szerint II. Fülöp király a beteg IV. Piusz pápának küldött Európába néhány burgonyagumót [6]. A burgonya európai első előfordulására utal a sevillai De la Sangre kórház archívuma, amely a betegek burgonyával történő ellátására utal [6]. A Mellado-enciklopédia említi először, hogy a burgonyát nemcsak táplálékként, hanem jelentős C- és B₁-vitamin-forrásként is szállították a spanyol hajók Európába. A Chioloé szigetén áprilisban betakarított burgonya szállítása Callaón keresztül Panamáig 4 hétig tartott. Innen 3 nap távolságra volt Nombre de Dios, és 10 hétre volt szükség ahhoz, hogy a hajók elérjék Európát. A burgonya július–augusztusban érkezett meg Chiléből Európába. Az sem kizárt azonban, hogy nem gumóval, hanem botanikai maggal (true potato seed, TPS) került Európába. A burgonya a 16. században jutott Európába, először 1570-ben Spanyolországba, azt követően 1586-ban Itáliába és Angliába, majd Európa különböző országaiba [7]. Európából került a 17. században Észak-Amerikába, Indiába, Kínába, Japánba és Afrika egyes országaiba [8]. Magyarországi előfordulására vonatkozóan az első adatok 1654-re vezethetők vissza, majd az 1780-as évektől kezdve általános elterjedést mutat, annak ellenére, hogy a hazai klimatikus körülmények a burgonya számára nem voltak kedvezők.

Érdemes megjegyezni, hogy az első európai burgonya a dél-amerikai Andok hegységből származóhoz hasonlóan rövid nappalos (napi 12 óra fényperiódus) növény volt, amely Dél-Spanyolország és Itália fagymentes területein december–január hónapokban kötött gumót. Andoki formája a tetraploid ($2n=4x=48$) *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*, amely az elmúlt évszázadok során – valamilyen ismeretlen szelekció folytán – Európában és Észak-Amerikában hosszú nappalos (16–18 óra fényperiódus) növénné vált, és létrejött a *Solanum tuberosum* ssp. *tuberosum*. Ma már nem lehet pontosan megállapítani, hogy az európai kultúrfajták egy dél-amerikai kiinduló faj poliploidizációjával vagy kereszteződéssel jöttek-e létre két vagy több fajból, és esetleg azt követte a poliploidia; erre ugyanis a kromoszómamorfológia nem ad lehetőséget.

A burgonya Európába kerülésével kapcsolatban a chilei Diego Davilla Bricegno 1586-ban a következőket írta: „...ha a burgonya Spanyolországban éppen úgy, mint nálunk, Chilében termesztésre kerül, akkor jelentős szerepe lesz az éhínség elleni küzdelemben.” Ezt a jóslatot 400 évvel ké-

sőbb a „zöld forradalom” (green revolution) vagy a swaminathani „új zöld forradalom” (new green revolution), ill. a „burgonyaforradalom” (potato revolution) igazolta.

Világélelmezési szerep

A burgonya az emberiség táplálkozásában szerepet játszó 30 növény közül az évi 285 millió tonna terméssel a búzát, kukoricát és rizst követően a 4. helyen van [9, 102]. Az élelmiszer-termelésben betöltött szerepét vizsgálva megállapítható, hogy Európában a 2., a fejlett országokban és Észak-Amerikában a 4., Indiában a 3. helyen van [102]. Hasonlóan érdekes adatokat kapunk, ha megvizsgáljuk az egy főre jutó évi fogyasztást. Európában 86 kg/fő, a fejlett országokban 74 kg/fő, és a fejlődő országokban 14 kg/fő. A legalacsonyabb (8 kg/fő) az egy főre jutó évi fogyasztás Afrikában. Shek-hawat [9] adatai szerint a fejlődő országok 1961-ben a világ burgonyatermésének 11%-át, 2000-ben pedig már 37%-át állították elő. Egyetlen kultúra sem mutatott a világban ilyen expanziót. Ez annak köszönhető, hogy a burgonya szerepe a népesség rohamos növekedésével egyre jelentősebb lett.

Károsítók (kórokozók és kártevők)

Jelenlegi ismereteink szerint a burgonyának mintegy 266 kórokozója és kártevője van [10]. Egyes adatok szerint több mint 300 károsítóval szemben fogékony [11]. A fontosabb kórokozók (vírusok, viroidok, gombák, baktériumok, fitoplazmák) a föld feletti részeit (levél, szár) és föld alatti részeit (gumó) egyaránt károsítják, és azokon jelentős betegségeket idéznek elő. Figyelemre méltó, hogy az utóbbi évtizedekben jelentősen megnövekedett a vírus-, fitoplazma- és viroid fertőzés. Újabb adataink szerint 38 gomba, 43 vírus, 6 baktérium, 7 fitoplazma és 2 viroid játszik szerepet a burgonya degenerációjában [12]. Nevezett kórokozók közül a legtöbb vírus terjesztésében jelentős szerepet játszanak a szűrő-szívó szájszervű rovarok (levéltetvek, kabócák), a fonálférgek, a tripszek, az üvegházi molytetvek, a talajban élő alacsonyabb rendű gombák, és igen fontos a burgonya vegetatív és generatív szerveivel történő átvitel (1. táblázat). Ez a széles körű átviteli-terjedési lehetőség igen fontos szerepet játszik a vírusok cirkulációjában és fennmaradásában. A burgonya levélsodródás vírus és egyéb patogének (baktériumok,

1. táblázat

A burgonyát fertőző vírusok, viroidok, fitoplazmák és átviteli tulajdonságaik [12]

Vírusok*	Átvitel
Lucerna mozaik	Levéltetű, mechanikai, mag, gumó
Burgonya andoki látens	Bogár, mechanikai, mag, gumó
Burgonya andoki foltosság	Bogár?, mechanikai, gumó
Arracacha B	Pollen, mag, gumó
Répa levélgöndörödés	Kabóca
Belladonna foltosság	Bogár, mechanikai
Répa nyugati sárgaság	Levéltetű
Uborka mozaik	Levéltetű, mechanikai, gumó
Tojásgyümölcs foltos törpülés	Mechanikai
„Mosaico amarillo” paradicsom	Üvegházi molytetű
Burgonya aukuba mozaik	Levéltetű, mechanikai
Burgonya deformációs mozaik	Levéltetű
Pepino mozaik	Mechanikai, gumó
Burgonya fekete gyűrűsfoltosság	Mechanikai, gumó
Burgonya levélsodródás	Levéltetű, gumó
Burgonya csúcstörpülés	Gomba, mechanikai, gumó
Burgonya A	Levéltetű, mechanikai, gumó
Burgonya M	Levéltetű, mechanikai, gumó
Burgonya P	Levéltetű, mechanikai
Burgonya 14R	Mechanikai
Burgonya S	Levéltetű, mechanikai, gumó
Burgonya T	Mechanikai, pollen, mag, gumó
Burgonya U	Mechanikai, fonálféreg, mag
Burgonya V	Levéltetű, mechanikai
Burgonya X	Mechanikai, gumó, gomba
Burgonya Y	Levéltetű, mechanikai, gumó
Burgonya sárga törpülés	Kabóca
Burgonya sárga mozaik	Üvegházi molytetű
Burgonya sárgaság	Levéltetű, mag
Burgonya sárgaerűség	Mechanikai, <i>Thrips</i> , üvegházi molytetű
Solanum csúcs levélgöndörödés	?
SB-22	Mag
Chenopodium mozaik	Mechanikai, pollen
Paradicsom fekete gyűrűs	Mechanikai, mag
Dohány mozaik	Mechanikai, gumó
Dohány nekrosis	Mechanikai, gomba
Dohány gyűrűsfoltosság	Mechanikai, fonálféreg, mag
Dohány rattle	Fonálféreg

1. táblázat (folyt.)

Vírus*	Átvitel
Dohány csikosság	Mechanikai, mag, gumó
Paradicsom bronzfoltosság	<i>Thrips</i>
Paradicsom mozaik	Mechanikai, mag, gumó
Paradicsom sárga mozaik	Üvegházi molytetű
Vad burgonya mozaik	Levéltetű, mechanikai
Viroidok	
Mexikói „papita”	Mag, gumó
Burgonya orsósgumójúság	Mechanikai, pollen, mag, gumó
Fitoplazmák	
Őszirozsa sárgaság	Kabóca
Burgonya levélszélsárgulás	Kabóca
Burgonya virágelzöldülés	?
Burgonya csúcsvörösödés	Kabóca
Burgonya csúcshervadás	Kabóca
Burgonya sztolbur	Kabóca
Burgonya boszorkányseprűsödés	Kabóca

* A vírusok, viroidok és fitoplazmák tudományos (angol) nevei Horváth és Kazinczi [12] munkájában találhatók meg.

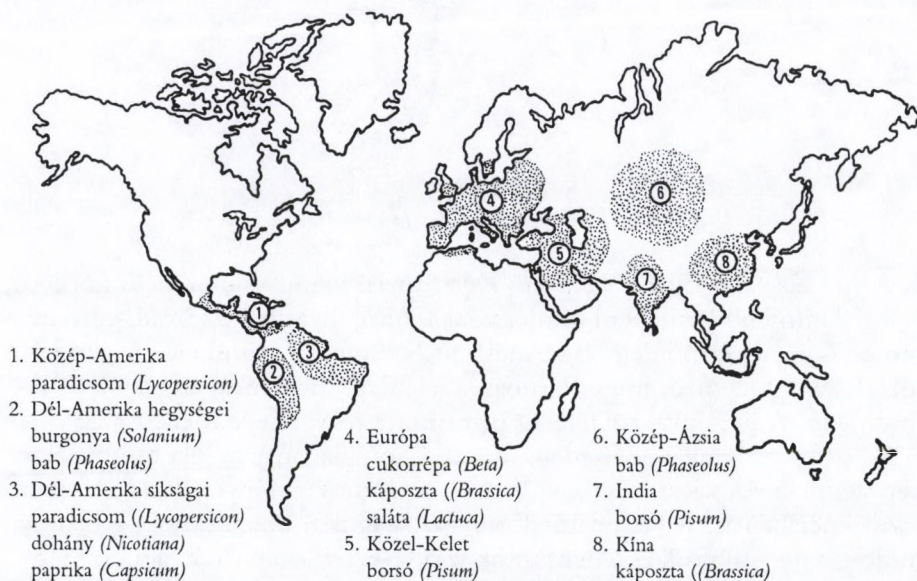
gombák) közötti kapcsolatban a vírusok azért játszanak különösen fontos szerepet – noha általában letális megbetegedést nem idéznek elő –, mert ellenük, ellentétben a baktériumokkal és gombákkal, kémiai úton *in vivo* nem lehet védekezni. A védekezés egyetlen lehetséges és eredményes módszere a rezisztenciára nemesítés. Ennek alapját egyrészt azok a burgonya géncentrumába vezető expedíciók teremtették meg, amelyek lehetővé tették a vad *Solanum* fajok rezisztencia-tulajdonságainak megismerését. Másrészt pedig az 1865-ben publikált és 1900-ban újra fölfedezett Mendel-törvények, majd az 1930-as években ismertté vált tetraploid ($2n=4x=48$) burgonya tetraszómás öröklődésének igazolása igen jelentős hatással volt a nemesítésre és a növény öröklésmenetének megismerésére.

E helyen érdemes megemlíteni azt is, hogy a vad növényfajok nemcsak a rezisztens kultúrnövények előállításában játszanak fontos szerepet, hanem – amiről ritkán történik említés – az orvostudományban és a farmakológiában is. Mint ismert, az USA-ban a gyógyszerek 25%-a a vadon termő növényekből származik. Alkaloidtartalmú növények elsősorban a trópusi területeken találhatók. Tanzánia 500 olyan növényt szállít Kínának, amelyből gyógyszert készítenek. A harmadik világ 200 millió bilharzia-

betegségben szenvedő emberének gyógyszerét az alkörmös (*Phytolacca americana*) növényből állítják elő. A májusfából (*Padus avium*) készült gyógyszer rákterápiában alkalmazzák az Amerikai Egyesült Államokban. A kínafa (*Cinchona officinalis*) kérgéből készült gyógyszer malária ellen használják a dél-amerikai Andok hegységben [13].

Géncentrumok, expedíciók

A fontosabb kultúrnövények eredete – amelyek egybeesnek az ősi emberi kultúrák területeivel – Közép-Amerikára (paradicsom), Dél-Amerika hegysegeire (burgonya, bab), Dél-Amerika síkságaira (paradicsom, paprika, dohány), Európára (cukorrépa, káposzta, saláta), Közel-Keletre (borsó), Közép-Ázsiára (bab), Indiára (borsó) és Kínára (káposzta) vezethető vissza (1. ábra). Az expedíciók történetéből ki kell emelni N. Vavilov (1887–1943) első expedícióját 1916-ban, amikor Taskentben és Délnyugat-Türkmenia-ban vadbúza- és sórezisztens árpafajokat gyűjtött be, és azokat Szamarkandban elszaporítva, 1400 búzaszármazékot helyezett génbankba [14].



1. ábra.

A kultúrnövények eredete



2. ábra.

Solanum-génforrások Közép- és Dél-Amerikában

A vad *Solanum* fajok Közép- és Dél-Amerikában fordulnak elő (2. ábra). A legjelentősebb Peru, ahol mintegy 2000 burgonyafajta, 225 vad, gumótermő *Solanum* faj és mintegy 8 termesztett *Solanum* faj fordul elő. A genetikai sokféleségre jellemző, hogy Peruban a jelenleg ismert *Solanum* fajok 90%-a fordul elő. A genetikai sokféleség biztosította rezisztencia mellett a *Solanum* fajok széles geográfiai elterjedése és erős ökológiai adaptációja fontos szerepet játszik nemcsak a biotikus, hanem az abiotikus tényezőkkel szembeni rezisztenciában is. A bámulatos formagazdaságok a botanikusok, a taxonómusok, a genetikusok és a nemesítők százait-ezreit csalogatták a jobb megismerés reményében. A franciákkal kezdődő *Solanum*-gyűjtő expedíciók mintegy 170 éves múltira tekintenek vissza (2. táblázat) [15, 19]. A korai francia, dán, német és amerikai expedíciókat 1830–1913 között nem számítva,

2. táblázat

Fontosabb Solanum-gyűjtő expedíciók Közép- és Dél-Amerikában [19]

Év	Expedíció	Vezető	Ország
1830	Francia	A. D'Orbigni	Bolívia
1852	Francia	M. F. Dunal	Bolívia
1855	Francia	G. Mandon	Bolívia
1885	Dán	M. Bang	Bolívia
1903	Német	K. Fiebrig	Argentína
1911	Német	O. Buchtien	Chile
1913	USA	W. F. Wright	Bolívia
1925–1926	Szovjet	N. I. Vavilov	Mexikó, Guatemala, Kolumbia
1927–1928	Szovjet	S. V. Juzepczuk	Peru, Bolívia, Chile
1930	USA	H. Russel	Mexikó
1930	Német	R. Schick	Argentína, Bolívia, Peru, Ecuador
1931	Svéd	W. Nordenskiöld	Bolívia
1932	Szovjet	N. I. Vavilov	Észak- és Közép-Amerika
1933	Svéd	K. Hammarlund	Bolívia
1938–1939	Angol	E. K. Balls	Mexikó
1939	Angol	J. G. Hawkes	Chile, Peru, Bolívia, Kolumbia
1941	USA	D. Erlanson	Chile, Peru, Bolívia
1943	Svéd	C. Hammarlund	Peru, Bolívia
1944	Angol	J. G. Hawkes	Kolumbia
1944	Bolíviai	M. Cárdenaz	Bolívia
1947	USA	D. S. Correl	Mexikó
1949	Angol	J. G. Hawkes	Mexikó
1955	Holland	H. J. Toxopeus	Peru, Bolívia, Argentína
1958	Német	H. Brücher	Argentina, Bolívia, Chile
1958	Angol	J. G. Hawkes	Mexikó, Guatemala
1958	Perui	C. Ochoa	Bolívia
1959	Német	H. Ross	Bolívia, Chile, Peru, Argentína
1964	Angol	J. G. Hawkes	Mexikó, Peru
1966	Angol	J. G. Hawkes	Argentína
1971	Angol	J. G. Hawkes	Peru, Bolívia
1978	Perui	C. M. Ochoa	Bolívia
1980	Holland, német	L. J. M. van Soest	Bolívia
1981	Angol	J. G. Hawkes	Bolívia
1982	Perui	C. M. Ochoa	Peru
1983	Holland	J. P. Hjerting	Argentína, Peru
1985	Német	H. Ross	Mexikó
1988	Perui	C. M. Ochoa	Peru
1989	USA	D. M. Spooner	Chile

2. táblázat folyt.

Év	Expedíció	Vezető	Ország
1990	Dán, mexikói, USA	D. M. Spooner	Mexikó
1995	Holland, USA	D. M. Spooner	Guatemala
1997	USA	D. M. Spooner	Mexikó
1998	USA	D. M. Spooner	Peru
1999	USA	D. M. Spooner	Peru
2000	USA	D. M. Spooner	Peru
2001	USA	D. M. Spooner	Peru

az igazán jelentős *Solanum*-expedíció N. I. Vavilov nevéhez fűződik, aki munkatársaival 1925–1928 között Mexikóba, Guatemalába, Kolumbiába, Peruba, Bolíviába és Chilébe vezetett gyűjtőutakat. A dél-amerikai expedícióiról híres J. G. Hawkes az 1938–1981 között eltelt 44 évben 15 expedíciót vezetett, és mintegy 9000 kollekciót identifikált és ellenőrzött [16].

N. I. Vavilov [17, 18] klasszikus munkáit a jelen idők legnagyobb taxonómusa, a perui C. M. Ochoa „monumentális” alkotásoknak nevezte legújabb könyvében. [19] A vavilovi életmű kisugárzására jellemző, hogy még 1983-ban is egy botanikailag új, diploid ($2n=2x=24$) fajt (*Solanum neovavilovii*) neveztek el róla [20].

A világ tudósai egy részének érdeklődése az elmúlt két évtizedben a vavilovi géncentrumok vad és primitív *Solanum* fajainak botanikai megismerésére, rendszerezésére és nemesítési célokra történő felhasználására irányult. A tudományos expedíciók igazi reneszánszának lehetünk ma is tanúi, amelyek nemcsak botanikailag új *Solanum* fajok és természetes hibridek felfedezését, rendszerezését, hanem olyan régi és új fajokban kimutatott rezisztenciagének megismerését is lehetővé tették, amelyek a tudomány és a gyakorlat számára is felbecsülhetetlen értékűek. E tekintetben a perui C. M. Ochoa nevét kell kiemelni. Hozzá fűződik a Dél-Amerikában leírt 80 *Solanum* faj, amely az eddig megismert fajok 1/3-a. Ochoa számos kiváló tudományos elismerés tulajdonosa [21]. Neki is köszönhetem azt a sok segítséget, amellyel több éven át, botanikailag új fajok megküldésével ajándékozott meg. Népszerűségére jellemző, hogy a napi sajtó (Washington Post, 1994; The Los Angeles Times, 1994) a „burgonya Indiana Jones”-ának (the Indiana Jones of the potato), a „világ leghíresebb krumplimegfigyelő”-jének (the world's foremost spud spotter) vagy az „utolsó krumpliportyázó”-nak (raider of the last spud) nevezte. 1994-ben megkapta az „Alan Shawn Feinstein Hunger” magas szakmai elismerést. Em-

beri nagyságára jellemző, hogy a kitüntetéssel járó pénzt szülővárosa, Cusco egyetemi hallgatóinak megsegítésére ajánlotta fel.

A széles körű gyűjtőexpedíciók eredményei lehetővé tették az 1990-es években a modern *Solanum* taxonómia létrejöttét [22–24]. A Solanaceae család *Solanum* nemzetségének *Potatoe* gumóképző alszekció 19 sorozatába tartozó 232 faj a nemesítők potenciális érdeklődési körébe tartozik (3. táblázat).

A genetikai bázis kialakulása

A burgonya genetikai bázisának kialakulásában a 19. századtól kezdődően napjainkig négy fázist lehet elkülöníteni (3. ábra). Az első fázis az ún. botanikai fázis, amely a *Solanum demissum* vad fajnak és a *Solanum tuberosum* kulturburgonyának botanikai célokkal történő hibridizálhatóságára terjedt ki. A második az ún. *Phytophthora*-fázis, amely az 1890-es években kezdődött el, és alapvetően a *Solanum demissum* *Phytophthora infestans* rezisztenciájával és a rezisztens interspecifikus hibridek előállításával kapcsolatos kutatásokat foglalta magába. A harmadik az ún. virológiai fázis, amely az 1930/1940-es évek végén kezdődött el N. I. Vavilovnak és munkatársainak a burgonya géncent-

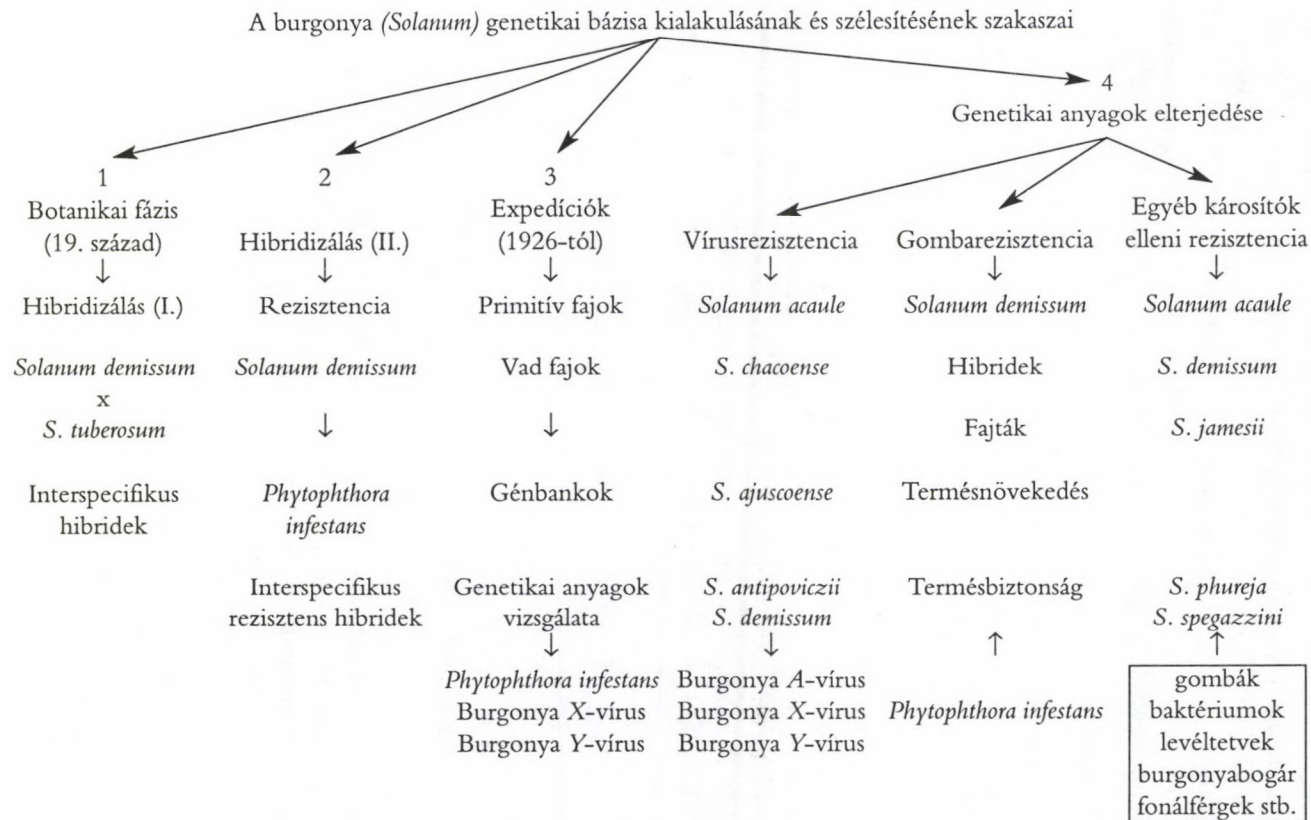
3. táblázat

A Solanum fajok taxonómiája [22, 23, 24]

Család:	Solanaceae
Nemzetség:	<i>Solanum</i>
Szekció:	Petota (syn.: Tuberarium)
Alszekció:	Estolonifera ^{a)}
Sorozat:	(1) <i>Etuberosa</i> , (2) <i>Juglandifolia</i>
Alszekció:	<i>Potatoe</i> ^{b)}
Sorozat:	(1) <i>Morelliformia</i> , (2) <i>Bulbocastana</i> , (3) <i>Pinnatisecta</i> , (4) <i>Polyadenia</i> , (5) <i>Commersoniana</i> , (6) <i>Circaeifolia</i> , (7) <i>Lignicaulia</i> , (8) <i>Olmosiana</i> , (9) <i>Yungasensis</i> , (10) <i>Megistacroloba</i> , (11) <i>Cuenolola</i> , (12) <i>Conicibaccata</i> , (13) <i>Piurana</i> , (14) <i>Ingifolia</i> , (15) <i>Maglia</i> , (16) <i>Tuberosa</i> (vad) (17) <i>Acaulia</i> , (18) <i>Longipedicellata</i> , (19) <i>Demissa</i>

^{a)} Nem gumóképző alszekció, amelynek *Etuberosa* sorozatába tartozó fajok (pl. *Solanum brevifolius*) gumóképző fajokkal szomatikus sejtfúzióval hibridek létrehozására alkalmasak. A *Juglandifolia* sorozatba tartozó faj (*S. lycopersicoides*) – amely szoros kapcsolatban van a *Lycopersicon* nemzetséggel – erre nem alkalmas.

^{b)} Gumóképző alszekció, amelynek mind a 19 sorozatába tartozó fajok a nemesítők potenciális érdeklődési körébe tartoznak.



3. ábra.

A burgonya (*Solanum tuberosum*) genetikai bázisa és a rezisztencia

rumába, Dél-Amerikába és Mexikóba vezetett expedícióit követően. A negyedik fázis a genetikai anyagok elterjedését és az ezzel kapcsolatos vírus, gomba és egyéb károsítók elleni rezisztencia vizsgálatát foglalja magában.

Milyen szükségszerűség vezetett a vad *Solanum* fajok korai vizsgálatához? Mindenekelőtt az a tény, hogy az 1845–1846. években Írországból fellépő burgonya fitoftóra gombabetegség (*Phytophthora infestans*) következtében elpusztult a termés, és ennek során éhínség tört az országra; 1 millió ember meghalt, és 1,5 millió ember elvándorolt az országból, szükségessé tette olyan rezisztens alapanyagok vizsgálatát, amelyek a kórokozóval szemben ellenálló burgonyafajták előállítását eredményezik. Hawkes [25] az írországi katasztrófa okát a szűk genetikai bázisban (narrow genetic base) jelölte meg, amely az Írországból termesztett egyetlen, Iren nevű, fitoftóra iránt fogékony fajtára volt visszavezethető. A 19. században szükségszerű felismerés volt a genetikai bázis szélesítése. Ehhez egy olyan szerencsés felismerés is társult, hogy 1910-ben az Edinburghi Botanikus Kert *Solanum* fajai közül fitoftóra-fertőzés következtében csak egyetlen hibrid (*S. x edinense*) maradt életben, amellyről bizonyítható volt, hogy nem más, mint egy mexikói származású vad *Solanum* fajnak, a *Solanum demissum* növénynek és egy burgonyafajtának a hibridje [7]. Ettől kezdve a *Solanum demissum*-származékok a tudományos érdeklődés középpontjába kerültek. A *Solanum demissum* vad faj mind a mai napig igen fontos szerepet játszik a rezisztenciára nemesítésben nemcsak gombabetegségekkel, hanem vírusokkal szemben is. Mint ismert, a *Solanum demissum* rezisztenciagén az európai burgonyafajták 42%-ában fordul elő [26]. A legújabb adatok szerint a 627 európai burgonyafajta közül 336 fajta tartalmazza a *Solanum demissum* génjeit [147]. A *Solanum demissum* vad faj gombarezisztencia-tulajdonságai mellett ismertté vált, hogy egyes származékai burgonyapatogén vírusokkal szemben is rezisztensek. Ennek ismerete további lendületet adott egyéb vad *Solanum* fajok vírusokkal szembeni rezisztenciátulajdonságainak megismerésére.

A genetikai bázis fontosságának felismerése szükségszerűen jelentős génbankok kialakításához vezetett. A vad *Solanum* fajok több ezerre tehető származékait genetikai tartalékként őrzik mintegy 44 intézményben [19].

Génbankok és adatbázis

A két legjelentősebb génbankintézmény Límában (Peru) és Sturgeon Bayben (USA) van. Az itt található 3500 genotípus és 5000 származék igen jelentős a genetikai anyagok megőrzése szempontjából [27, 28]. Csúpán

a perui génbank a *Solanum* fajok mintegy 1505 származékát és 15 473 termesztett faj származékait tartalmazza [29–32]. A hét legjelentősebb nemzetközi génbankban (USA, Peru, Hollandia, Németország, Anglia, Oroszország, Argentína) megtalálható vad *Solanum* fajok száma 235; ezeknek a fajoknak mintegy 11 819 származékát tartják nyilván [5, 31, 33–35]. Az ezekben a génbankokban tárolt adatbázis mintegy 30 000 adatot tárol az egyes *Solanum* fajok kórokozókkal, kártevőkkel szembeni magatartására vonatkozóan. A géncentrumokban és a génbankokban előforduló vad *Solanum* fajok és adatbázisaik nemcsak azért fontosak, mert a burgonya ősi eredetének őrzői, hanem azért is, mert a géncentrumokban és a génbankokban található meg azok a gének, amelyek a károsítók elleni rezisztenciára nemesítésben új, ellenálló fajták előállítását teszik lehetővé. A genetikai erőforrások és azok megőrzése, amelyeket K. Street és M. Bounejmate [36] „zöld arany”-nak (green gold) nevez, igen jelentősek a jövő élelmiszerellátásában és annak biztonságában. A génkonzerválás ezért stratégiai kérdés is. Ezzel kapcsolatban engedjék meg, hogy a perui Z. Huamán és a német P. Schmiediche [37] egyik munkájára hivatkozzam. 1984-ben a perui Andokban lévő Huancapi települést súlyos katasztrófa érte. A parasztok elhagyták a települést, elpusztultak házaik, élőhelyeik, és ártatlan emberek tucatjai haltak meg. A túlélők kénytelenek voltak az Andok más részeire és a perui tengerpartra a városokba vándorolni. Mivel gyorsan kellett menekülni, elhagyták terményeiket, növényeiket és azok termését is. Ez igen jelentős genetikaiállomány-vesztességgel járt volna, és évszázadok génakkumulációja veszett volna el, ha a Központi Burgonyakutató Intézet (Central Institute of Potato) – amelyet 1971-ben alapítottak Limában – nem gyűjtötte volna össze a katasztrófa előtt 15 éven át az összes perui burgonyagenetikai anyagot, és azt nem konzerválta volna. A genetikai anyagok kétszeres megőrzése („...The maintenance of duplicate sets of the collection in several countries is part of the Center’s conservation strategy”) [37] olyan génkonzerválási stratégia és filozófia, amelyre évezredekkel ezelőtt a Mózes első könyvének *Az özönvíz* című részében írtak intő példa lehet: „És minden élőlél, s minden testből, mindenből kettőt-kettőt vigy be a bárkába, hogy veled együtt életben maradjanak: hímek és nőtények legyenek.” Lehet, hogy a Mózes első könyvében írtaknak köszönhetjük még élő örökségünket? Nem tudni, de az biztos, hogy a perui parasztok 1988-ban újból visszafoglalták az évekkel ezelőtt elhagyott településeiket, miután visszakapták a Központi Burgonyakutató Intézettől az ott konzervált genetikai alapanyagaikat.

Vad *Solanum* fajok: rezisztenciagének és patogének forrásai

A géncentrumokban az őshonos patogének (pl. vírusok) előfordulása igen széleskörű és változatos. Mint ismert, a vírusok gazdaköre szinte az egész élővilágra kiterjed. A vírusok az általuk megfertőzhető rendszerekre nézve azonban nem minden esetben veszélyes, letális kórokozók. Ezzel magyarázható, hogy a géncentrumokban előforduló növényvírusok a gazda-vírus kapcsolatok sokfélesége miatt hosszú ideig harmonikus együttlétet mutattak, majd egy kedvezőbb gazda- vagy vektorváltás miatt veszélyes kórokozókká váltak. A koevolúció során a vírusok számos tulajdonsága [többgazdájúság, gazdaváltás, vektorváltás, alkalmazkodóképesség, változékonyság, szatellitizmus, mutáció, rezisztenciaáttörés és rekombináció, gének újrendeződése (gene reassortment), gének megkettőződése stb.] evolúciós előnnyel járt.

A géncentrumokban előforduló és hosszú idő óta megtalálható növényekre a különböző patogének által ható igen erős szelekciós nyomás következtében rezisztens növények alakultak ki [38–42]. Ezek a rezisztens növények igen jelentős szerepet játszanak a rezisztenciára nemesítésben. Vírusrezisztencia szempontjából természetesen azok a vad *Solanum* fajok és alfajok a legjelentősebbek (pl. *Solanum acaule*, *S. stoloniferum*, *S. tuberosum* ssp. *andigena* és *S. tuberosum* ssp. *tuberosum*), amelyekben ún. rezisztencia- vagy immunitásgének fordulnak elő. Az egyes vad *Solanum* fajok különböző származékai [accessions (egyetlen növény vagy annak utódai, ill. különböző helyeken begyűjtött növény vagy annak utódai)] ugyanazon vírussal szemben eltérő magatartást mutathatnak. Ez az oka annak, hogy pl. a *Solanum acaule*, *S. andigena*, *S. chacoense* és más fajok egyes származékai immuni- sak a burgonya X-vírussal, burgonya Y-vírussal szemben, míg más száрма-

4. táblázat

A *Solanum* fajok különböző típusú rezisztenciája a fontosabb vírusokkal szemben^{a)}

<i>Solanum</i> fajok	Fertőzéssel szembeni rezisztencia	Túlérzékenységi rezisztencia (HR-rezisztencia)	Extrém rezisztencia (immunitás)
<i>S. acaule</i>	PLRV	PVX, PVY	PVX
<i>S. andigena</i>	PLRV	PVX, PVY	PVY
<i>S. brevidens</i>			PLRV, PVY, PVX, PVA
<i>S. bulbocastanum</i>	PVX, PVY		
<i>S. cardiophyllum</i>		PLRV, PVM, PVX, PVY	PVM

4. táblázat (folyt.)

<i>Solanum</i> fajok	Fertőzéssel szembeni rezisztencia	Túlérzékenységi rezisztencia (HR-rezisztencia)	Extrém rezisztencia (immunitás)
<i>S. chacoense</i>	PLRV	PVX, PVY	PVA, PVY
<i>S. condolleianum</i>			PVX
<i>S. demissum</i>	PLRV, PVY	PVA, PVX, PVY	
<i>S. ehrenbergii</i>		PVY	
<i>S. etuberosum</i>			PLRV, PVY
<i>S. gourlayi</i>	PVM	PVM, PVY	
<i>S. guerreroense</i>		PVY	
<i>S. hjertingii</i>		PVY	
<i>S. hougashi</i>		PVY	PVA, PVY
<i>S. jamesii</i>		PVY	
<i>S. megistacrobium</i>		PVM, PVS	
<i>S. microdontum</i>		PVM, PVX	
<i>S. phureja</i>	PLRV, PVY	PVY	PVX
<i>S. pinnatisectum</i>	PVY		
<i>S. raphanifolium</i>			PLRV, PVS, PVT
<i>S. simplicifolium</i>	PVA, PVY		PVY
<i>S. sparsipilium</i>	PVY	PVX, PVY	
<i>S. spectabile</i>			PVY
<i>S. stoloniferum</i>		PVA, PVM, PVY	PVA, PVY
<i>S. sucrense^{b)}</i>		PVX-HB	PVX-C
<i>S. tuberosum</i>			
<i>ssp. andigena^{c)}</i>		PVS	PVX, PVY
<i>S. tuberosum</i>			
<i>ssp. tuberosum</i>			PVX
<i>S. vernei</i>	PVY	PVY	PVA, PVY

a) PLRV = burgonya levélsodródás vírus (potato leafroll *polerovirus*; PVA = burgonya A-vírus (potato A *potyvirus*); PVM = burgonya M-vírus (potato M *carlavirus*); PVS = burgonya S-vírus (potato S *carlavirus*); PVT = burgonya T-vírus (potato T *vitivirus*); PVX = burgonya X-vírus (potato X *potexvirus*); PVX-HB = burgonya X-vírus rezisztenciát áttörő HB-törzs (HB strain of potato X *potexvirus*); PVX-C = burgonya X-vírus C-törzs (C strain of potato X *potexvirus*); PVY = burgonya Y-vírus (potato Y *potyvirus*).

b) A *Solanum sucrense* a burgonya X-vírus HB-törzsével szemben HR-rezisztens, a C-törzsével szemben pedig immunis.

c) A *Solanum tuberosum* *ssp. andigena* a burgonya X-vírus összes törzsével (kivételesen a HB-törzs) szemben immunis.

zékok fogékonyak (4. táblázat). A rezisztencia forrásai burgonyafajtákban, termesztett fajokban, hibridfajtákban és vad fajokban találhatók meg.

A növényi géncentrumokban azonban nemcsak rezisztenciaforrások vannak, hanem olyan patogének, pl. vírusok is előfordulnak, amelyek jelenléte igen veszélyes a genetikai anyagok forgalmában (cseréjében) és az új burgonyafajták előállításában.

Drámai hatás

A kutatási eredmények közül néhány súlyos európai következményt szeretnék megemlíteni, noha valójában nem tudni pontosan, hogy az európai burgonyanemesítés – amely a géncentrumok széles genetikai bázisára épült fel – a valóságban nem több virológiai problémával küzd-e. Az első bizonyíték arra vonatkozik, hogy a burgonya Y-vírus nekrotikus törzse (PVNY^N) Dél-Amerikából *Solanum cardenasii* és *Solanum andigena* vad fajokkal került Európába, és itt számos burgonyafajtát elpusztított [43]. A második példa a dohány mozaik vírus *Solanum commersonii* és az uborka mozaik vírus *Solanum demissum* vad fajjal történő behurcolására vonatkozik. Az sem kizárt, hogy a paradicsom (*Lycopersicon esculentum*) – amely a dohány mozaik vírus és egyéb vírusok iránt is fogékony, mint a nemesítők által az immunitás megállapításánál használt oltott növény – nem játszott-e szerepet a spontán vírusátvitelben és a burgonya fertőzöttségének kialakulásában [40, 41].

Különösen figyelemreméltó az általunk felfedezett burgonya Y-vírus NTN törzse, amely 1982-ben jelent meg először Magyarországon [44]. Az 1982 és 2000 között eltelt 18 évben 18 országban mutatták ki előfordulását. Utoljára 2000-ben Peruban is identifikálták. Salazar et al. [45] véleménye szerint az NTN törzs a perui Andokból származik, amely az északi féltekén termesztett burgonyában szelekció során tört elő. Újabban Magyarországon igazoltuk a dél-amerikai származású *Solanum hannenmannii* növényben egy feltehetően maggal terjedő Tymovirus előfordulását [46]. A fentiek alapján nem meglepők azok a kutatási eredmények, amelyek a vad *Solanum* fajokban előforduló vírusokkal kapcsolatosak.

Egzotikus vírusok

Különösen veszélyesek azok a dél-amerikai vad *Solanum* fajokban és burgonyafajtákban előforduló egzotikus vírusok és viroidok, amelyek burgonya-

maggal terjednek (burgonya andoki látens vírus, burgonya feketegyűrűsfoltosság vírus, burgonya T-vírus, burgonya orsósgumójúság viroid, mexikói burgonya viroid). Ezek a kórokozók ismereteink szerint az EPPO-régióban, így hazánkban sem fordulnak elő, de az igen jelentőssé vált genetikai anyagok cseréje következtében fellépésükkel számolni kell. Különösen veszélyesnek tűnik a *flexibilis*, maggal terjedő burgonya T-vírus, valamint az üvegházi molytetvekkel (*Trialeurodes* spp.) terjedő és már Angliában ismert burgonya sárgaerűség vírus, amelynek jelenléte Magyarországon sem kizárt.

Rezisztenciára nemesítés

A rezisztenciára nemesítés az ember által mesterségesen felgyorsított evolúció, amelynek célja új rekombinánsok előállítása és a genotípusban (fajtában) történő stabilizálása. Ehhez vad fajok, termesztett fajok és burgonya-fajták állnak rendelkezésre.

A burgonyanemesítés alapvető kérdése, hogy a világszortiment melyik fajtaival történő kombináció eredményezi a legjobb magoncokat és a legjobb fajtát. Erre a kérdésre Ross [47] több mint negyven éve adott, ma is érvényes válasza a következő: „...man in jedem Land unter dem besten Sämling oder einer guten Sorte etwas anderes versteht. Die klimatischen, edaphischen und parasitologischen Bedingungen sind ebenso verschieden wie die Ansprüche des Verbrauchers. Auch bei den Kartoffeln ist eine Sorte dort, wo sie gezüchtet wurde, am besten.” Az igazán eredményes nemesítés ott valósult meg, ahol N. I. Vavilov eredeti gondolatait megvalósították: „...make a breeder's work thoughtful from genetic point of view and to make a geneticist's work closer to breeding.” [48] A rezisztenciára nemesítésnek öt alapvető célkitűzése van: (a) rezisztens kiindulási formák kutatása, (b) a rezisztencia típusainak meghatározása, (c) rezisztenciagének átvitele, (d) rezisztens fajták előállítása és (e) rezisztens fajták fenntartása, az ún. fajtafenntartás.

Rezisztenciaforrások

A burgonyanemesítésben azok a vad diploid *Solanum* fajok, valamint termesztett diploid és tetraploid fajok a legjelentősebbek, amelyek biotikus és abiotikus tényezőkkel szemben rezisztensek. Jelenlegi ismereteink felbecsülhetetlen értékűek, ha arra gondolunk, hogy a 19. század elején még

csak 30 vad *Solanum* fajt ismert a tudomány, jelenleg pedig az ismert fajok száma 200 felett van, és ezek egy részénél ismertek a rezisztenciátulajdonságok is. A burgonyanemesítés erre a széles genetikai bázisra épül. A termesztett és vad *Solanum* fajokban számos olyan szimplex és komplex rezisztenciagén fordul elő, amelyek – mint pl. a *Solanum chacoense* esetében – a burgonya X-vírussal, gombakórokozókkal (*Alternaria*, *Phytophthora*), baktériumokkal (*Erwinia*, *Pseudomonas*) és levéltetűvektorokkal (*Macrosiphum*, *Myzus*) szemben is kifejezésre jutnak [27, 28, 41, 49–57] (5. táblázat).

A rezisztenciára nemesítés a kiindulási formák (vad *Solanum* fajok vagy termesztett fajok) keresztezésével, kiválogatásával és a hibridek értékmérő tulajdonságainak figyelembevételével történik. A horizontális (nem törzsspecifikus) és vertikális (törzsspecifikus) rezisztencia – amely egy adott kór-

5. táblázat

Termesztett és vad *Solanum* fajokban kimutatott szimplex és komplex rezisztencia vírusokkal^{a)}, gombákkal^{b)}, baktériumokkal^{c)}, levéltetűekkel^{d)}, burgonyabogárral^{e)} és fonálférgekkel^{f)} szemben

Termesztett és vad <i>Solanum</i> fajok és kromoszómaszámuk		Károsítók
<i>Solanum acaule</i>	2n = 48	PVX, Se, Me, Mp
<i>S. andreanum</i>	2n = 24	PVY
<i>S. boliviense</i>	2n = 24	Pi
<i>S. brachistotrichum</i>	2n = 24	Pi, Gp, PVY, PLRV
<i>S. brevicaule</i>	2n = 24	PVS, PVX, Gp
<i>S. brevidentis</i>	2n = 24	PLRV, PVA, PVX, PVY, Ec
<i>S. cardiophyllum</i>	2n = 24, 36	PVM
<i>S. chacoense</i>	2n = 24	PVX, PVY, As, Ec, Ps, Me, Mp, Ld, Pi
<i>S. chaucha</i>	2n = 36	Gp, PVY, PLRV, PVM
<i>S. commersonii</i>	2n = 24, 36	PVX, Me, Mp
<i>S. demissum</i>	2n = 72	PVX, PVY, Pi, Ps, Me, Mp, Ld
<i>S. doddii</i>	2n = 24	Gp
<i>S. gourlayii</i>	2n = 24, 48	PLRV, PVM, Gp
<i>S. incamayoense</i>	2n = 24	PVM, Gp
<i>S. infundibuliforme</i>	2n = 24	PVM
<i>S. jamesii</i>	2n = 24	Ec, Me, Mp
<i>S. kurtzianum</i>	2n = 24	Hr
<i>S. lignicaule</i>	2n = 24	PVS
<i>S. maglia</i>	2n = 36	PVM, PVS
<i>S. megistacrolobum</i>	2n = 24	PVM, PVS
<i>S. phureja</i>	2n = 24	PVM, Pi, Ec, Ps, Me, Mp
<i>S. pinnatisectum</i>	2n = 24	PVY, Pi, Ps, Me, Mp

5. táblázat (folyt.)

Termesztett és vad <i>Solanum</i> fajok és kromoszómaszámuk		Károsítók
<i>S. polytrichon</i>	2n = 48	PVY, Pi, Me, Mp
<i>S. sparsipilium</i>	2n = 24	PLRV, PVM, PVX, Pi, Ps
<i>S. spegazzini</i>	2n = 24	PVM, Fs, Ps, Gp
<i>S. stoloniferum</i>	2n = 48	PVM, PVS, PVX, PVY, Me, Mp, Pi
<i>S. tuberosum</i>		
ssp. <i>andigena</i>	2n = 48	PVS, PVX, PVY, Se, Ps, Gp, Hr
<i>S. tuberosum</i>		
ssp. <i>tuberosum</i>	2n = 48	PVA, PVX, PVY, Se, Hr
<i>S. vernei</i>	2n = 24	PVA, PVX, PVY, Ps, Gp, Hr

- a) PVA = burgonya A-vírus (potato A *potyvirus*), PVM = burgonya M-vírus (potato M *Carlavirus*), PVX = burgonya X-vírus (potato X *potexvirus*), PVY = burgonya Y-vírus (potato Y *potyvirus*)
- b) As = *Alternaria solani*, Fs = *Fusarium solani*, Pi = *Phytophthora infestans*, Se = *Synchytrium endobioticum*
- c) Sc = *Streptomyces scabies*, Ec = *Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica*, Ps = *Pseudomonas solanacearum*
- d) Me = *Macrosiphum euphorbiae*, Mp = *Myzus persicae*
- e) Ld = *Leptinotarsa decemlineata*
- f) Gp = *Globodera pallida*, Hr = *Heterodera rostochiensis*

okozó összes törzsével vagy egy adott kórokozó egyetlen törzsével szemben érvényesül – kevésbé expresszív monogénekben és poligénekben mint kvalitatív rezisztencia nyilvánul meg. A jól kifejeződő expresszív poligénekben megnyilvánuló, nem lokalizálódó rezisztencia a kvantitatív rezisztencia.

Rezisztenciátípusok

A komplett rezisztenciátípusok *N* gének által szabályozott, törzsspecifikus nekrotikus léziókban, ún. hiperszenzitivitásban vagy *R* gének által a vírus-akkumulációt megakadályozó extrém rezisztenciában (immunitás) nyilvánulnak meg. [58] Az extrém rezisztenciát és a hiperszenzitív rezisztenciát szabályozó gének az egyes vírusokkal szemben különböző *Solanum* fajokban vagy azok különböző származékaiban jutnak kifejezésre.

A rezisztencia öröklődése

A rezisztencia öröklődése egy domináns főgénnel, több domináns főgénnel és poligénekkel történhet, és ettől függően a rezisztencia határfoka teljes, gyenge vagy igen gyenge. A növények fogékonyságát és rezisztenciáját a növények és a vírusgének közötti specifikus interakció határozza meg. A korábbi kutatások során megismert rezisztenciagéneket csak „elméletileg” levezethető géneknek tekintjük, azért, mert azokra csupán egy-egy fenotípusos tulajdonság alapján lehet következtetni (6. táblázat).

A rezisztenciát szabályozó gének

Az utóbbi években a molekuláris biológiai módszerek (DNS-restrikciós fragmentum hossz-polimorfizmus, a random amplifikált polimorfikus DNS-szekvenciák, a miniszatellit szekvenciák és az amplifikált fragmenthossz-polimorfizmus) segítségével a burgonya esetében is sikerült jól használható, részleges genetikai térképet készíteni (7. táblázat) [51–53, 59–66]. Különbö-

6. táblázat

A fontosabb rezisztenciátípusok és a rezisztenciát szabályozó gének

Rezisztenciátípusok	Rezisztenciagének	Vírusok*
Extrém rezisztencia	Ry ^{sto} , Rx ^{adg} , Ry ^{hou} , Ry ^{rna}	PVY
	Rx, Rx ^{sto} , Rx ^{adg} , Rx ^{acl} , Rx ^{sto}	PVX
	Ry ^{sto} , Na, Gm	PVM
	Ry ^{hou}	PVA
Hiperszenzitív rezisztencia	Ny, Ny ^{tbr} , Nc, Ny ^{chc} , Ny ^{dms} , Ry ⁿ² , Ry ^{sto} , Ry ^{adg}	PVY
	Nx, No, Nx ^{tbr} , Nb ^{tbr} , Ny ^{adg} , Ny ^{dms} , Nx ^{tbr-spl} , Ny ^{chc}	PVX
	Na, Ry ^{sto} , Rm, Nm,	PVM
	Ns	PVS
	Na, Na ^{tbr} , Ry ^{sto} , Ry ^{adg}	PVA
	NL	PLRV
	Nv	PVV

* PLRV = burgonya levélsodródás vírus (potato leafroll *polerovirus*), PVA = burgonya A-vírus (potato A *potyvirus*), PVM = burgonya M-vírus (potato M *carlavirus*), PVS = burgonya S-vírus (potato S *carlavirus*), PVV = burgonya V-vírus (potato V *potyvirus*), PVX = burgonya X-vírus (potato X *potexvirus*), PVY = burgonya Y-vírus (potato Y *potyvirus*)

7. táblázat

Molekuláris módszerekkel térképezett vírusrezisztencia-gének burgonyában [52, 53, 150]

Gének	Forrás	Kromoszóma	Pozíció
Rx1	Diploid P18	XII	Felső kar középponttól távol eső vége
Rx Rx _{adg}	<i>tbr.</i> cv. Cara	XII	Különböző helyeken az Rx1 helytől
Rx2 Rx _{acl}	Diploid P34	V	Felső kar köztes része
Nb _{tbr}	<i>tbr.</i> cv. Pentland Ivory	V	Felső kar köztes része
Nx _{phu}	<i>phu</i> IvP35	IX	Hosszú kar
Ry _{sto}	I-1039	XI	GP125 és CT182 markerek között
Ry _{adg}	Diploid 2x (v-2) _{adg}	XI	GP125 és CT182 markerek között
Ra _{adg}	Diploid 2x (v-2) _{adg}	XI	6,8 cM távolságra a Ry _{adg} -tól

ző növényfajokban eddig több mint 30, kórokozókkal és kártevőkkel szembeni rezisztenciagént jellemeztek [149]. A burgonya géntérképén vírusokkal, fonálférgekkel és gombákkal szemben 19 domináns *R* gén helye ismert [150]. A molekuláris markereknek köszönhető annak megállapítása, hogy pl. a burgonya X-vírus rezisztenciáért felelős, *Solanum andigena* Rx1 génje és a *Solanum acaule* Rx2 génje a burgonya XII. és V. kromoszómáján helyezkedik el [59]. Az utóbbi évek funkcionális genomprogramjának köszönhetően egyre több „*R*” géntermék vált ismertté [67, 149, 150]. Egyes vélemények szerint a növényi genomprogramok sikerének az elkövetkezendő száz évben nagyobb jelentősége lesz az emberiség jövőjére, mint az emberi genom teljes megszekvenálásának, figyelembe véve a növekvő élelmezési és környezeti, valamint a megújuló természeti erőforrásokkal kapcsolatos problémákat [68].

Nem szabad azonban elfeledkezni arról, hogy a molekuláris nemesítés mellett a tradicionális, keresztezéssel történő nemesítésnek is van létjogosultsága. Erre jó példa a 130 évvel ezelőtt, a fenti módszerrel nemesített Russet Burbank burgonyafajta, amelyet még mindig a burgonya vetésterületének 40%-án termesztene Észak-Amerikában [69], vagy az 1910-ben Hollandiában nemesített Bintje fajta, amelyet 60 országba exportálnak, és amelyet 90 évvel az előállítása után is 20%-ban termesztene Hollandiában. A sikeres, tradicionális módszerekkel történő burgonyanemesítésre hazai és külföldi példák is vannak. A The Guardian című angol lap 2001. szeptember 18-i számában J. Meek *Potato raises organic hopes* címmel ismerteti Carlo Leifert (University of Newcastle, Dept. of Agriculture, Newcastle, UK) angol professzor kutatási eredményeit, melyek a korán elhunyt magyar burgonyanemesítő, Sárvári István által, tradicionális módszerekkel, vad *Solanum* fajok felhasználásával nemesített vörös héjú, fehér húsú Sárpo

(Sárvári potato) fajták burgonyafitoftórával (*Phytophthora infestans*) szembeni ellenállóságával kapcsolatosak. A külföldi, tradicionális nemesítésre jó példa a fagytűrő Alaska Frostless és a *Globodera rostochiensis* fonálféreg-rezisztens Rosa fajták előállítás, amelyek a perui Andok magaslatain előforduló *Solanum acaule* vad faj és dél-amerikai fajták keresztezéséből keletkeztek [7].

A növénynemesítéssel kapcsolatban azonban szólni kell egy kedvezőtlen tendenciáról is. Ez pedig nem más, mint a variabilitás gyors eliminálására törekvés [70], amely kétségtelenül lehetővé teszi a kívánt növényfajta-ideált, az egységes, uniformizált növénypopulációt. Ezzel a szemlélettel áll szemben az a tény, hogy az uniformizált növénypopulációk ha nagyobb területen és hosszabb ideig vannak termesztésben, akkor a betegségekkel (kórokozókkal) szembeni fogékonyságuk, hajlamuk növekszik, és fokozzák az epidémiák megjelenését. Ez az ún. sebezhetőség (genetic vulnerability) [42, 71]. A genetikai uniformitás és az öreg tájfajták elvesztése – amint erre az írországi burgonya-fitoftóra-katasztrófa esetében már korábban hivatkoztam – a genetikai variabilitás, a biológiai sokszínűség eróziójához vezetett. A génerózió G. M. Woodwell szerint a „jelen idők nagy problémája”, amelyet J. G. Hawkes, a világhírű angol genetikus és taxonómus a géncentrumok pusztulása és a géncentrumok pusztítása miatt „genetikai tömeggyilkosság”-nak nevez. Ebben a kedvezőtlen tendenciában C. Doorsmann, a Wageningeni Génbank professzora szerint jelentős szerepet játszott a városiasodás, erdőirtás, túlnépesedés és a nagy termőképességű új fajták, a „zöld forradalom”. Dambroth [72] német professzor a genetikai erózióval kapcsolatban a következőket nyilatkozta: „Die genetische Erosion ist überwiegend eine Folge der Grünen Revolution. Die Revolution hat den Bauern nicht so sehr Hohertragsorten (HYV = high yield varieties) beschert, sondern vielmehr Hochreaktionssorten (HRV = high responding varieties).”

A biológiai sokszínűség, a variabilitás az egyetlen védekezési lehetőség az ismeretlen kórokozókkal szemben, valamint a ma még nem ismert, de a jövőben egyáltalán fellépő betegségekkel szemben is [42, 71, 73]. A természetes és az ember által létrehozott ökoszisztémák főbb tulajdonságaival kapcsolatban Vida [74] közölt figyelemre méltó megállapításokat és különbségeket. Az ember által létrehozott ökoszisztémák – ellentétben a természetes ökoszisztémákkal – faj- és géndiverzitása alacsony, a bioszféra működése szempontjából pedig instabilak. Várallyay [75] adatai alapján Magyarország területének 85%-át borítja növényzet, amelynek sajnos csak kis része természetes ökoszisztéma, még erdeinknek is csak kisebb része természetes. Constanza et al. [76] nemrég a Nature c. tudományos lapban

közölt megállapítása – „Az ökoszisztéma-szolgáltatásokat, melyeket a Földön ma élő 6,2 milliárd ember ingyen kap a természettől, ha nekünk, embereknek kellene valamiből pótolnunk, ez a világ összes GDP-jét meghaladó költséget jelentene” – igen figyelemre méltó. A kanadai Mooney [13] *Seeds of the Earth* című könyvének német nyelvű (Saat-Multis und Welthunger) kiadásában a következőkre hívja fel a figyelmet: „Wenn Sie sich heute zum Abendessen hinsetzen, wird nichts auf Ihren Teller sein, das nicht direkt oder indirekt aus der Dritten Welt zu Ihnen gekommen wäre. Unser Ernährungssystem ist weitaus aussenabhängiger, als wir alle uns das je vorgestellt hätten. Wenn... die genetische Vielfalt der Dritten Welt vermindert, oder es der Alten Welt unmöglich macht, [...] wäre damit aus der Möglichkeit einer weltumspannenden Ernährungskrise eine jederzeit real drohende Gefahr geworden.”

A „zöld forradalom” (green revolution) és az „új zöld forradalom” (new green revolution) hatása a burgonyatermesztésre

Tekintettel a burgonya fontos világélelmezési szerepére, röviden szeretnék megemlékezni arról, hogy mi tette szükségessé a „zöld forradalom” és az azt követő „új zöld forradalom” bevezetését a burgonyatermesztésben. A 20. század második felének egyik legnagyobb felismerése az volt, hogy idejében megállapították, a 20. században 5 milliárddal növekedett a Föld lakóinak száma; az 1960-as években évente 41 millió, az 1970-es években évente 77 millió fővel gyarapodott az emberiség, és az éhezők száma elérte a 840 milliót. [77–79] Az alultápláltság, az immunrendszer-károsodás és a gyermekek korai halála olyan reális helyzetértékelés volt, amely cselekvésre kötelezte a felelősséggel gondolkodókat. Az a prognózis, hogy 2050-ben megduplázódik a Föld lakóinak száma, és eléri a 12 milliárdot – amelynek 95%-a fejlődő országokban születik –, komoly feladatot ró az élelmiszer-előállítókra. Figyelembe kell venni azt is, hogy a Föld összterületének csupán 6%-án van élelmiszer-előállítás. N. E. Borlaug mexikói nemesítő – a Magyar Tudományos Akadémia Agrártudományok Osztályának tiszteletbeli tagja –, a „zöld forradalom” szellemi atyja heterózisnemesítéssel előállított hibridfajtaival, a mexikói féltörpe búzával, két búzanemzedék felnevelésével, a szárszilárdság és a rozsd ellenállóság megteremtésével olyan termésátlag-növekedést ért el, amely a fejletlen országokban, az 1 milliárd éhező ember élelmezésében nagy jelentőségű volt. Mint

ismert, N. E. Borlaug 1970-ben Nobel-békedíjat kapott. A díj átadásakor a Nobel Bizottság elnöke azt mondta, hogy „A világnak nem kell aggódnia a fejlődő országok gazdasági jövője miatt”. A díj átvételekor N. E. Borlaug 1970-ben pedig többek között azt mondta, hogy „a zöld forradalom az elkövetkezendő három évtizedben elegendő élelmiszert biztosít, de az emberiség számának félelmetes növekedését meg kell állítani”.

A burgonya-„zöld forradalom” M. S. Swaminathan indiai professzor nevéhez fűződik, aki felismerte a burgonya élelmezésben betöltött fontos szerepét Indiában, és létrehozta Shimlában a Központi Burgonyakutató Intézetet, és hozzátartozó regionális állomásokat szervezett. A perui Központi Burgonyakutató Intézettel (Central Institute of Potato, CIP, Lima, Peru) létesített szoros kapcsolat eredményeképpen *Solanum*-génbankot hozott létre, széles körben megszervezte a burgonya botanikai maggal történő termesztését, új tájörzeteket és növényváltós termesztési rendszereket alakított ki, rezisztens burgonyafajtákat nemesített, és megteremtette a biotechnológia alapjait. Különleges filozófiájával („*reaching the unriched*” = elérni az érinthetetleneket, ill. a legszegényebbeket) a „greed” vagy „kapzsi forradalom” (amely sok műtrágya, sok növényvédő szer felhasználására alapozott) helyett valódi „zöld forradalmat” valósított meg. Ennek eredménye az lett, hogy az 1949. évi 0,2 millió hektáron termesztett 1,5 millió tonna burgonyatermést (6,6 t/ha) 1999-re összesen 23,5 millió tonnára sikerült növelni (19,1 t/ha), amelyet már 1,2 millió hektáron termeltek meg. Az ötven év alatt háromszorosára növekedett termésátlagok lehetővé tették, hogy a burgonya Indiában a 3. legfontosabb élelmiszernövény lett, és amelynek az egy főre jutó termésmennyisége 5 kg-mal meghaladja (20 kg/fő) az egy főre jutó évi fogyasztást (15 kg/fő). Az indiai burgonya-„zöld forradalom” eredménye az lett, hogy az egykor importra szoruló ország mára burgonyaexportáló lett. A burgonya-„zöld forradalom”-nak köszönhető az, hogy a fejlődő országokban az egy főre jutó termelés már meghaladja az egy főre jutó fogyasztást még Pakisztánban is, ahol az egy főre jutó évi termelés 8 kg/fő, és az egy főre jutó évi fogyasztás 6,1 kg/fő.

A fejlődő országokban az egyre növekvő burgonyatermesztést és -fogyasztást még mindig gátolja a jó minőségű, egészséges és olcsó vetőburgonya hiánya. Ezért már a perui inkák által is ismert burgonyaszaporítást, az ún. botanikai magról történő burgonyaszaporítást és -termesztést – amelyet TPS-módszernek (True Potato Seed) neveznek – modern technológiával kiegészítve, nagymértékben továbbfejlesztették [49, 80–83]. Ennek a termesztési módszernek – összehasonlítva a burgonyagumóval történő szaporítással és termesztéssel – számos előnyös tulajdonsága van (8. táblázat). Ezek

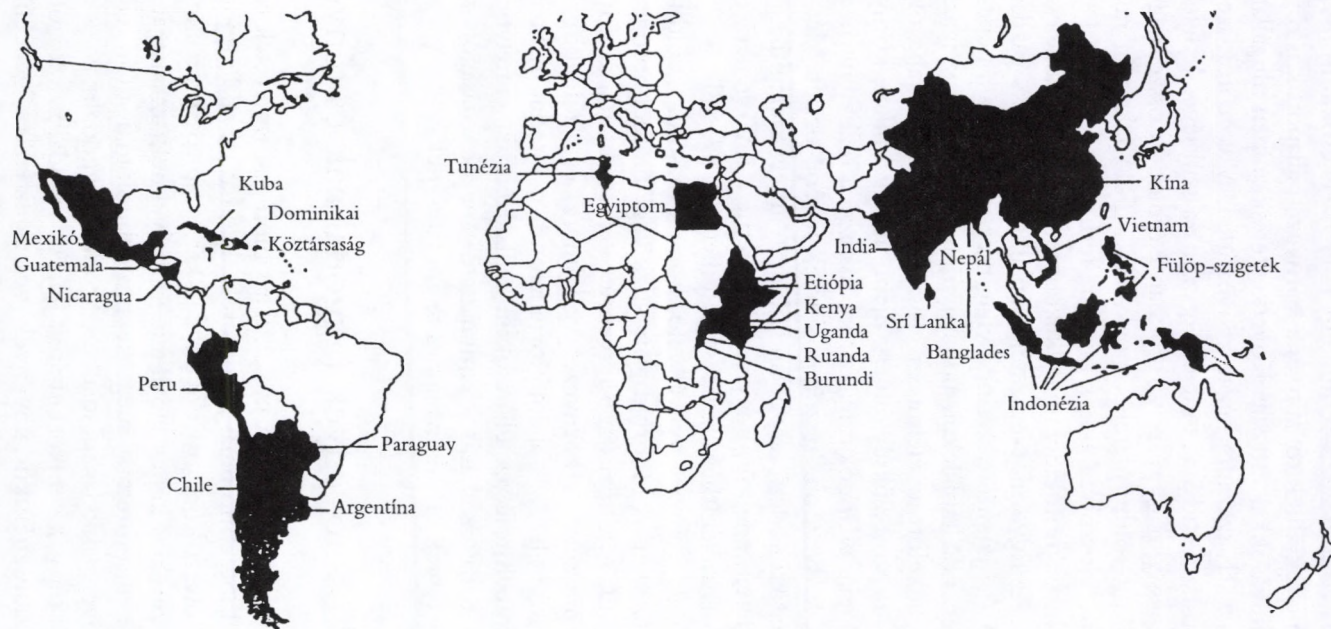
8. táblázat

*A burgonya botanikai maggal (True Potato Seed, TPS)
és gumóval történő termesztése: előnyök és hátrányok*

Botanikai mag	Gumó
1. Kevés kórokozója van.	1. Sok betegsége van.
2. Könnyű tárolni.	2. Nehéz tárolni.
3. Szállítása egyszerű és olcsó.	3. Szállítása drága.
4. Több éven át megőrzi csírázókéességét (12 évig).	4. Rövid ideig őrzi meg csírázókéességét (1-2 évig).
5. Étkezésre alkalmatlan.	5. Étkezésre alkalmas.
6. Vetőmag mennyisége: 40 g/hektár.	6. Vetőgumó mennyisége: 2,5 tonna/hektár.
↓	
1 ha-ra elégséges magonc	
↓	
20 tonna magonc-vetőgumót terem (35 000 db)	
↓	
300 tonna étkezési burgonya	24,5 tonna/ha étkezési burgonya
↓	↓
7. Vetőmag ára:	7. Vetőburgonya ára:
100 kg = 800 USD	100 kg = 46 USD
40 g/ha = 3 USD	2500 kg = 1150 USD
→ 1 e Ft	→ 300 e Ft

után érthető, hogy a világ 25 fejlődő országában miért terjedt el nagymértékben a TPS-burgonyatermesztési módszer, amely szerves része a burgonya-„zöld forradalom”-nak (4. ábra). Érdemes hangsúlyozni azt is, hogy a nyílt beporzásból származó TPS szintetikus fajták szélesítik a burgonya genetikai bázisát. [84] Indiában és Peruban ez a termesztési módszer igen elterjedt, és a művelésre alig alkalmas teraszokon is nagyon gyakori. A fejlődő országok burgonya-„zöld forradalma” elérte célját, és az Indiai Burgonyakutató Társaság – amelynek több mint két évtizede tiszteletbeli tagja vagyok – által 1999-ben New Delhiben megrendezett világkonferenciája méltán és jogosan választotta a „Fighting Hunger with Potato” mottót.

N. E. Borlaug a Nobel-békedíj átvételekor 1970-ben – amint erre korábban hivatkoztam – a következőket mondta: „Az emberiség létszámának félelmetes növekedését meg kell állítani. Ha ez nem sikerül, a »zöld forradalom« eredménye tiszavirág-életű lesz.” Sikerült-e a népesség számának növekedését az ezredfordulón megállítani? Sajnos nem, a Föld lakóinak száma rohamosan növekedszik, az egy főre jutó termőterület nagysága csökken



4. ábra.

A burgonya botanikai maggal (true potato seed, TPS) történő termesztési technológiájának elterjedése (fekete színnel ábrázolt területek, országok) a fejlődő országokban

(1950-ben 0,51 ha volt, és 2025-re mintegy 0,17 ha-ra csökken) [85], a termésátlagok nem növekednek tovább, és a környezeti állapotok is romlanak. A 21. század új kihívásokkal van tele. Következtetésként megállapítható, hogy a prognózis a 21. századra nézve kedvezőtlen. Más adatok szerint viszont a Föld biztosítani tudja az emberiség számára szükséges létfeltételeket [86]. Mialatt a népesség nagy része városokban zsúfolódott össze, nagy kiterjedésű, gyéren lakott földterületek vannak. Ha a Föld jelenlegi népessége egyenletesen lenne eloszolva, akkor minden férfi, minden nő és minden gyermek kb. 2,5 ha termőfölddel rendelkezhetne, ami biztosítaná a szükségleteik kielégítését. Az Egyesült Nemzetek Táplálkozási és Mezőgazdasági Bizottságának 1970. évi jelentése szerint a világ mezőgazdasága a népesség kb. 42-szesének is elegendő táplálékot tudna nyújtani. Mi lehet az igazság és a megoldás? Mindenekelőtt az élelmiszer elosztását kell biztosítani, olyan „új zöld forradalom”-ra van szükség, amely újabb agrotechnikai, környezetkímélő, biotechnológiai eljárásokat fejleszt ki, fokozza a rezisztenciát, javítja a termésmínőséget, kedvezőbbé teszi a növények fehérje-összetételét, és biztosítja a fenntartható fejlődést, egy olyan fejlődést, amely kielégíti a jelen generációk szükségleteit, anélkül, hogy veszélyeztetné a jövő generációk esélyét arra, hogy ők is kielégíthessék szükségleteiket [79, 87, 88].

Ma már mindenki számára nyilvánvaló, hogy a második „zöld forradalom”-nak – amelyet „új zöld forradalom”-nak vagy biotechnológiai forradalomnak nevezünk – fokozottabb figyelmet kell fordítani a természetes erőforrások megőrzésére, a környezet védelmére, és „zöldebbnek” kell lennie, mint az első volt. Az „új zöld forradalom”-nak tehát gyökeresen új agrotechnikai-biotechnológiai eljárásokon kell alapulnia, amelyben nagy szerepe van a környezetbarát, fenntartható mezőgazdaságot szolgáló transzgénikus növények előállításának és termesztésének.

Transzgénikus növények (aggodalmak és tények)

A kor mindig hoz valami újat. A molekuláris biológiai ismeretek rohamos növekedése és a biotechnológiai módszerek alkalmazásával létrejött „zöld biotechnológia” olyan korszerű növényfajtákat, a „piros biotechnológia” olyan új gyógyszereket képes előállítani, amelyeknek az alapját az ún. „hasznos” gének teremtették meg. A biotechnológiai úton előállított transzgénikus növényekkel kapcsolatban azonban aggodalmak és a tudomány által igazolt tények sorakoztathatók fel. Az aggodalmak között szerepel az, hogy a transzgénikus növények veszélyeztetik a géncentrumok

egyed vad rokonfajait (génáramlás, gene flow) [89, 90]. Mint ismert, a világ legfontosabb 13 növénye (búza, rizs, kukorica, szója, árpa, gyapot, cirok, köles, bab, napraforgó, cukornád, repce, földimogyoró) közül ez utóbbi kivételével mindegyik hibridizálódik rokon fajaival [90], és a transzgénik bekerülhetnek a mikroorganizmusokba, heteroenkapszidáció jöhet létre vírusköpeny-fehérjét kódoló transzgénikus növényeknél [91–93]. Vida (in Darvas) [94] szerint „A leglényegesebb probléma szerintem az, hogy a biotechnológia által lehetővé váló módszerek genetikailag rendkívüli mértékben megegyező fajtákat eredményeznek, amelyek alkalmazkodásra képtelenek, így az egész rendszer labilis”.

Az aggodalmakkal szemben a burgonya esetében szeretnék néhány tény megemlíteni. A transzgénikus burgonya és a nem transzgénikus burgonya kereszteződésének akadályai vannak (hímsterilitás, öntermékenyülés, csekély pollenprodukció, korai virágabortálás, terméketlenség stb.), a nem gumóképző vad *Solanum* fajokba a transzgén nem jut át, de a dél-amerikai géncentrumok nemesítési szempontból legfontosabb gumóképző vad *Solanum* fajaiba lehetséges a transzgén átjutása, ezért a *Solanum*-géncentrumban a hibridképződés reális veszélyt jelent [93]. A transzgénikus növényekkel kapcsolatban felmerült aggodalmak ellenére köpenyfehérjéjével indukált vírusrezisztencia kialakítására került sor több növényben, és 152 vírusrezisztens, transzgénikus burgonyakísérletre adtak ki engedélyt nyolc európai országban (9. táblázat) [92]. Az Amerikai Egyesült Államokban 1994-ben regisztrálták először a burgonyabogárral (*Leptinotarsa decemlineata*) szembeni Bt- (*Bacillus thuringiensis*) rezisztens Monsanto's New Leaf™ Russet Burbank burgonyafajtát, majd két évvel később, 1996-ban regisztrálták a replikáz génnel kialakított burgonya levélsodródás vírussal szemben rezisztens New Leaf Plus™ burgonyát [95, 96]. Európában 1997-ben Hollandiában jelent meg először az amiláz keményítő frakciómentes Korniko transzgénikus burgonyafajta [97]. A transzgénikus növények termesztési területe exponenciálisan növekszik; 1999-ben 41 millió hektáron és jelenleg mintegy 50 millió hektáron termesztnek a világban transzgénikus növényfajokat [77]. Jelenleg az Amerikai Egyesült Államok burgonyatermesztő területének 5%-án termesztnek transzgénikus burgonyát [98]. Eddig már több mint 4000 transzgénikus növényvel végeztek kísérletet a világban. Dudits [99] annak a véleményének ad kifejezést, hogy „az előnyök és kockázatok mérlegelése egyértelműen azt mutatja, hogy a géntechnológiára épülő fajta-előállítás a termesztett növények nemesítését szolgálja, a nemesítés szó legszorosabb értelmében”.

9. táblázat

Vírusrezisztens transzgénikus burgonyák európai és szabadföldi kísérletekben [92]

Ország	Szabadföldi kísérletek száma ^{a)}	Vírus ^{b)}
Dánia	1	PVY
Finnország	1	PVY
	1	PVX
Franciaország	1	PVY
Németország	2	PLRV
	2	PVY
	1	PVX
Hollandia	1	PLRV
	1	PVX
Spanyolország	1	Nem közölt
Svédország	1	PMTV
	1	TRV
Anglia	4	PVX
	3	PVY
	1	PLRV

a) Európában 1999 májusáig 152 kísérletre adtak ki engedélyt, ebből 22 vírusrezisztens transzgénikus burgonya volt.

b) PLRV = burgonya levélsodródás vírus (potato leafroll *polerovirus*), PMTV = burgonya szártörpülés vírus (potato mop-top *potomovirus*), PVX = burgonya X-vírus (potato X *potexvirus*), PVY = burgonya Y-vírus (potato Y *potyvirus*)

De ne feledjük, hogy a reneszánszát élő természettudomány – amely igen dinamikusán fejlődik – reményeket és félelmeket is kelt! Hol vannak a tudomány határai? Wuketits [100] *Eine kurze Kulturgeschichte der Biologie* című könyvében nemcsak azt írja le, hogy a tudomány az életet akarja megismerni, hanem azt is, hogy egyre intenzívebben behatol, beavatkozik az élet dolgaiba, amelyek aztán olyan konzekvenciákhoz vezetnek, amelyeket senki sem akar. Ernst-Ludwig Winnacker génkutató, a Deutsche Forschungsgemeinschaft elnöke I. Hardenberg riporter-szakírónak a következőket nyilatkozta: „Angenommen, das Klonen funktioniert, dann könnten sich die Leute zwar ein Individuum klonen. Aber was sie nicht klonen können, sind die kognitiven Eigenschaften. Ein Freund, der Sie vor 20 Jahren zuletzt gesehen hat erkennt Sie heute sofort wieder. Aber sein Klon nicht. Das Gedächtnis ist nicht genetisch veranlagt. Das sind die Grenzen der Biologie.” [101]

[128]

Úgy gondolom, hogy a növényi tulajdonságok megismerésének is vannak még határai, de csodálatra méltó szépségei és titkai is, amelyek jobb megismerésre csábítanak bennünket. Ilyen pl. az Andok hegység 3–4000 m magas-latain előforduló endemikus *Solanum megistacrolobum* fagytoleráns vad faj, amely a fagytolerancia molekuláris alapjainak megismerése szempontjából fontos modellnövény. Az „új zöld forradalom” küszöbén olyan korban élünk, amikor a növények genetikai változatosságát biotechnológiai módszerekkel is valutáris értékévé lehet változtatni. A „génec forradalma” azonban nem nélkülözheti azokat az évtizedek alatt felgyülemlett kutatási ismereteket, amelyeket a tudomány a genetikai bázis vizsgálata során mint „elméletileg levezethető géneket” ismert meg, hiszen ezek a kutatási eredmények jelentősen hozzájárultak a gének izolálásához és funkcióinak megismeréséhez.

Eredmények

Vad Solanum fajok, vírusok és rezisztencia

1968 és 2001 között 121 vad *Solanum* faj csaknem 300 származékának gazda-vírus kapcsolatait vizsgáltuk. A vizsgálatok során 68 vad *Solanum* faj 147 származékában hiperszenzitivitáson alapuló *N* géneket és extrém rezisztencián alapuló *R* géneket mutattunk ki (10. táblázat). A vizsgált fajok között található olyan botanikailag is új fajok (pl. *Solanum astleyi*, *S. neocardenasii*, *S. neorossii*, *S. okadae*, *S. paucissectum*, *S. violaceimarmoratum*), amelyek vírusvizsgálatára saját kísérletekben került sor először. A rezisztenciavizsgálatok során 10 vírusnemzetségbe tartozó, gazdasági szempontból fontos 14 burgonyapatogén vírust használtunk fel (cf. 10. táblázat). Ezeket a vírusokat – az andoki burgonya foltosság vírusa és a perui burgonya T-vírusa kivételével – Magyarországon izoláltuk és identifikáltuk, és saját génbankunkban tartottuk fenn. [3] Székfoglaló előadásomban nem térhetek ki az összes fogékony és rezisztens gazda-vírus kapcsolat ismertetésére, hiszen ezek száma több ezerre tehető, ezért csak néhány fontosabb eredményre és csupán a rezisztens gazda-vírus kapcsolatokra szeretném a figyelmet felhívni.

A botanikailag új fajok közül figyelemre méltó a bolíviai *Solanum astleyi*, a perui *S. neorossii*, a *S. paucissectum* és a *S. violaceimarmoratum* burgonya X-vírussal szemben, *N* génen alapuló hiperszenzitív rezisztenciája. A *Solanum neorossii* és a *S. paucissectum* hiperszenzitív rezisztenciát mutatott a lucerna mozaik vírussal szemben. Különösen figyelemreméltó a *Solanum violaceimarmoratum* lucerna mozaik, uborka mozaik és dohány rattle vírusokkal szem-

10. táblázat
Vad *Solanum* fajok burgonyapatogén vírusokkal szembeni rezisztenciája

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
<i>S. abancayense</i> (abn)	458403	Peru	PVX (128)	
<i>S. acaule</i> (acl)	208856	Argentína	PVX (121), PVY (121, 122), TMV (121)	PVX (121), TMV (122, 124) PVY (143)
<i>S. achachense</i> (ach)	558032	Bolívia		PVY (141, 143)
<i>S. acroscopicum</i> (acs)	230495	Peru	PVY (120)	
<i>S. aethiopicum</i> (aet)	BIRM/S.0225	Peru	TMV (123)	
<i>S. ajanhuiri</i> (ajh)	255490	Peru	PVY (120, 122, 124)	
<i>S. alandiae</i> (aln)	BGRC 27163	Bolívia	CMV (129), PVX (129), PVY (129)	
<i>S. albicans</i> (alb)	OCH-11842	Peru	APMV (130), HMV (130), PVX (130), PVY (130), PVT (130), TRV (130)	
<i>S. ambozinum</i> (amb)	498212	Peru		PVY (144)
	498213	Peru		PVY (144)
<i>S. andigenum</i> (adg)	Gaters.	Peru	PVY (121)	PVX (121)
<i>S. arznei</i> (arz)	545880	Bolívia		PVY (144)
	545958	Bolívia		PVY (144)
<i>S. astleyi</i> (ast)	BGRC 27381	Bolívia	PVX (129)	
<i>S. atropurpureum</i> (atr)	76–1240 Nijm	Bolívia	PVY (125)	
<i>S. auriculatum</i> (aur)	76–1241 Nijm	Bolívia	TMV (123)	
<i>S. berthaulti</i> (ber)	265857	Peru	PVY (120, 122)	
<i>S. boliviense</i> (blv)	265860	Bolívia	PVY (120, 122, 124)	
<i>S. brachistotrichum</i> (bst)	283095	Mexikó	PVY (128)	

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
<i>S. brachycarpum</i> (bcp)	275180	Mexikó	PVY (120, 122, 124)	
<i>S. brevicaule</i> (brc)	265871	Bolívia	PVY (120, 122)	
<i>S. brevidens</i> (brv)	218228	USA		PLRV (126)
	245764	Chile	PVY (122), PVX (128)	PVY (128), PLRV (126)
	245763	Chile		PVY (128), PLRV (126)
	473401	Argentína		PVY (128), PLRV (126)
	558040	Argentína		PVY (136)
	558160	Argentína		PVY (136)
	558166	Argentína		PVY (136)
	558167	Argentína		PVY (136)
	558168	Argentína		PVY (136)
	558169	Argentína		PVY (136)
	558170	Argentína		PVY (136)
	558176	Argentína		PVY (136)
	558181	Argentína		PVY (136)
	558233	Argentína		PVY (136)
	558236	Argentína		PVY (136)
	558239	Argentína		PVY (136)
	558241	Argentína		PVY (136)
	558243	Argentína		PVY (136)
	558245	Argentína		PVY (136)
	558246	Argentína		PVY (136)
	558249	Argentína		PVY (136)
	558253	Argentína		PVY (136)
	558255	Argentína		PVY (136)
<i>S. cacetanum</i> (cct)	584492	Kolumbia		PVY (146)

10. táblázat (folyt.)

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
<i>S. canasense</i> (can)	265863	Peru	PVY (123)	
	76–1244 Nijm	Bolívia	PVY (125)	
<i>S. cardiophyllum</i> (chr)	283063	USA	PVX (121), PVY (120, 121, 122), TMV (119, 121, 124)	TMV (124)
<i>S. chacoense</i> (chc)	275136	Argentína	PVY (121, 122)	PVA (121)
	275451	Argentína		PVY (122, 124)
	217451	Argentína		PVY (120)
<i>S. circaefolium</i> spp. <i>quimense</i>	BGRC 27163	Peru	PVX (129)	
<i>S. demissum</i> (dms)	186562	Mexikó	PVY (120, 122)	
	230579	USA	AMV (131), CMV (131), HMV (131), TMV (131), ToMV (131), TRV (131)	
	275211	Guatemala	PVY (120)	
<i>S. ehrenbergii</i> (ehr)	275214	Mexikó	PVY (120)	
<i>S. fernandezianum</i> (frn)	81-1663	Dánia		PVY (125)
	IS/C-1662	Dánia		PVY (128)
	IS/C-1663	Dánia		CMV (127), PVY (127), TNV (127)
<i>S. gourlayi</i> (grl)	265883	Bolívia	PVY (122)	
	265865	Argentína	PVY (120, 124)	
<i>S. guerreroense</i> (grr)	161730	Mexikó	PVY (120, 122)	
	161727	Mexikó	PVY (120, 122)	
<i>S. hermannii</i> (her)	BIRM/S. 0210	Anglia	TNV (127))	PVY (125, 128))

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
<i>S. hjertingii</i> (hjt)	275174	Mexikó	PVY (122)	
	186560	Kolumbia	PVY (120, 122, 124)	
<i>S. hougassii</i> (hou)	161726	Mexikó	PVY (120, 122)	
	161174	Mexikó	PVY (124)	
<i>S. infundibuliforme</i> (ifd)	265867	Németország	PVY (120, 122)	
<i>S. jamesi</i> (jam)	275264	USA	PVY (120, 121)	
<i>S. kurtzianum</i> (ktz)	175435	Németország	PVY (120, 122)	
	205390	Argentína	PVY (120)	
<i>S. laxissimum</i> (lxs)	OCH-11855	Peru	HMV (130), PVT (130), PVY (130)	TRV (130)
<i>S. leptophyes</i> (lph)	210056	Peru	PVY (120, 122)	
<i>S. lesteri</i> (les)	442694	Mexikó	PVX (128)	
<i>S. marinasense</i> (mrn)	365333	Peru	PVX (128)	
	458380	Peru	PVY (128)	
<i>S. megistacrobium</i> (mga)	275147	Argentína	PVY (120)	
<i>S. mochicense</i> (mcc)	BGRC 18578	Peru	AMV (129), PVX (129)	
	OCH-11613	Peru	HMV (130), PAMV (130)	
<i>S. neocardenasii</i> (ncd)	BGRC 28001	Peru	AMV (129)	PVY (129)
<i>S. neorossii</i> (nrs)	BGRC 18587	Peru	AMV (129), PVX (129)	
<i>S. olgae</i> (ole)	IS/C-1013	Hollandia	TNV (127)	
<i>S. oplocense</i> (opl)	442682	Argentína	PVX (128)	
	473192	Argentína	PVX (128)	
<i>S. ottonis</i> (otn)	IS/C-1672	Hollandia	TNV (127)	
<i>S. paucisectum</i> (pcs)	BGRC 8162	Peru	AMV (129), PVX (129)	TRV (129)
<i>S. phureja</i> (phu)	225675	USA	PVY (121)	PVX (121)

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
<i>S. polytrichon</i> (plt)	186545	Mexikó	PVY (120, 128), PVX (128)	
	255546	Mexikó	PVX (128)	
	76–1295 Nijm	Hollandia		PVY (123, 125)
<i>S. quitoense</i> (qui)	IS/C-578	Dánia	TNV (127)	CMV (123)
<i>S. rigescens</i> (rig)	IS/C-1024	Hollandia	TNV (127), PVY (125)	
<i>S. saponaceum</i> (sap)	81-1026 Nijm	Hollandia		CMV (123)
<i>S. scabrum</i> (scr)	BIRM/S.0246	Anglia	TNV (127)	
<i>S. simplicifolium</i> (sim)	218224	Argentína	PVA (121), PVY (121)	PVY (120, 121)
<i>S. sodomeum</i> (sod)	81–1031 Nijm	Hollandia		CMV (123)
<i>S. solisii</i> (sol)	473472	Equador		PVY (145)
<i>S. sparsipilium</i> (spl)	R 63.44	Németország	PVX (121), PVY (120, 121, 122)	
<i>S. stoloniferum</i> (sto)	275244	Mexikó		PVY (122)
	275248	Mexikó	PVY (122)	
	160224	USA	HMV (132), PVY (132)	AMV (147, 135)
	160225	USA		PVY (137, 144)
	161152	USA	PVY (144)	
	161160	USA	PVY (144)	
	161178	USA	AMV (147), PVY (132)	
	161281	USA	PVY (132)	HMV (132)
	161282	USA	PVY (133)	HMV (133)
	162224	USA	CMV (134)	
	230557	USA	PVY (132)	AMV (147, 135), CMV (134), HMV (132, 135), CMV (135)
	239410	USA	AMV (147), CMV (134)	PVY (132, 135, 139)

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
	255525	USA	CMV (134)	AMV (147, 135), PVY (132, 139)
	255534	USA	PVY (144)	
	255548	USA	AMV (144)	PVY (132, 135, 139), CMV (135)
	272247	USA		PVY, HMV, CMV, AMV (139)
	275244	USA	AMV (147)	CMV (139), HMV (139), PVY (120, 124)
	275245	USA	HMV (132)	AMV (147, 135), PVY (132, 135)
	275247	USA		AMV (147, 135), PVY (132, 135, 139), CMV (134, 135), HMV (132, 135)
	275248	USA	AMV (147), PVY (120, 132)	
	275252	USA	AMV (147)	
	283109	USA	PVY (144)	
	338621	USA	CMV (134)	AMV (147), HMV (132, 135), AMV (147, 135), CMV (134, 135)
	347771	USA		
	365401	USA	PVY (132)	
	498005	USA	AMV (147)	PVY (132, 135, 139), CMV (135), HMV (135)

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
	498007	USA		AMV (147, 135), PVY (132, 139, 135), HMY (132, 135),
	498287	USA	AMV (147), CMV (134), HMY (132)	PVY (132, 135)
	498288	USA	CMV (134), PVY (132)	
	498805	USA	PVY (144)	CMV (134)
	545800	USA		PVY (137)
	558453	USA	PVY (144)	
	558465	USA		PVY (137, 144)
	558472	Mexikó		PVY (138)
	558476	Mexikó		PVY (138)
<i>S. subpanduratum</i> (sup)	498289	Venezuela		PVY (145)
<i>S. sucubunense</i> (suc)	583320	Kolumbia		PVY (145)
<i>S. symonii</i> (sym)	BIRM/S.0797	Anglia	TNV (127), TRV (127)	
<i>S. tarijense</i> (tar)	217457	Argentína	PVY (122)	
<i>S. tarnii</i> (trn)	498048	Mexikó		PVY (138)
	545742	Mexikó		PVY (141)
	570642	Mexikó		PVY (141)
	545808	Mexikó		PVY (140)
	570641	Mexikó		PVY (140)
<i>S. trifidum</i> (trf)	255536	Mexikó		PVY (128)
<i>S. vernei</i> (vrn)	275155	Argentína	PVY (119, 121), TMV (121,122)	TMV (124)
	230468	Argentína	TMV (119, 124), PVY (120)	

Solanum fajok neve (akronimok)	Származék (szám, jel)	Származás (ország, génbank)	Rezisztencia (irodalom)	
			Hiperszenzitív, <i>N</i> gének	Extrém (immunitás), <i>R</i> gének
			Vírusok ^{a)}	
<i>S. verrucosum</i> (ver)	275257	Mexikó	PVY (120)	
<i>S. violaceimarmoratum</i> BGRC 28037 (vio)		Peru	PVX (129)	AMV (129), CMV (129), PVX (129)

- ^{a)} AMV = Alfalfa mosaic *alfamovirus* (lucerna mozaik vírus), APMV = Andean potato mottle *cumovirus* (burgonya andoki foltosság vírus), CMV = Cucumber mosaic *cucumovirus* (uborka mozaik vírus), HMV = Henbane mosaic *potyvirus* (beléndek mozaik vírus), PAMV = Potato aucuba mosaic *potexvirus* (burgonya aukuba mozaik vírus), PLRV = Potato leafroll *polerovirus* (burgonya levélsodródás vírus), PVA = Potato A *potyvirus* (burgonya A-vírus), PVT = Potato T *vitivirus* (burgonya T-vírus), PVX = Potato X *potexvirus* (burgonya X-vírus), PVY = Potato Y *potyvirus* (burgonya Y-vírus), TMV = Tobacco mosaic *tobamovirus* (dohány mozaik vírus), TNV = Tobacco necrosis *necrovirus* (dohány nekrosis vírus), ToMV = Tomato mosaic *tobamovirus* (paradicsom mozaik vírus), TRV = Tobacco rattle *tobravirus* [dohány rattle vírus (syn.: potato stem mottle virus) burgonya szártarkulás vírus]

beni extrém rezisztenciája. A vírusrezisztenciára nemesítésben igen jelentős szerepet játszó *Solanum stoloniferum* 34 mexikói és amerikai eredetű származékaiban 4 vírussal (burgonya Y-vírus, beléndek mozaik vírus, lucerna mozaik vírus, uborka mozaik vírus) szemben jelentős rezisztenciaforrásokat mutatunk ki. A perui eredetű *Solanum albicans* (OCH-11842) egyik származékában a burgonya andoki foltosság vírussal és a burgonya T-vírussal szemben megállapított, N génen alapuló hiperszenzitív reakció azért jelentős, mert nevezett vírusokkal kapcsolatos rezisztenciavizsgálatok nem ismertek. Különös jelentőséget tulajdonítunk annak, hogy a burgonya-ökoszisztémában Magyarországon identifikált új vírusokkal és vírustörzsekkel (lucerna mozaik vírus, dohány rattle vírus, paradicsom mozaik vírus, *Chenopodium* mozaik vírus, beléndek mozaik vírus, paradicsom bronzfoltosság vírus, burgonya Y-vírus An- és NTN törzs) [3, 12, 44, 103–110, 114–118] szemben túlérzékenységen alapuló rezisztenciát mutattunk ki több új gazda-vírus kapcsolatban (pl. *S. acaule*, *S. aethiopicum*, *S. albicans*, *S. cardiophyllum*, *S. laxissimum*, *S. mochicense*, *S. neocardenasii*, *S. neorossii*, *S. paucisectum*, *S. vernei*). A *Solanum demissum* vad faj mexikói (186562) és dél-amerikai (230579) származékaiban N génen alapuló rezisztenciaforrásokat állapítottunk meg a burgonya Y-vírussal, a lucerna mozaik vírussal, az uborka mozaik vírussal, a beléndek mozaik vírussal, a dohány mozaik vírussal, a paradicsom mozaik vírussal és dohány rattle vírussal szemben. Ezeknek a kutatási eredményeknek azért tulajdonítunk különös jelentőséget, mert a hexaploid *Solanum demissum* könnyen keresztezhető számos olyan vad *Solanum* fajjal, amely gomba- (*Phytophthora infestans*, *Synchytrium endobioticum*, *Fusarium solani*), baktérium- (*Erwinia carotovora* ssp. *atroseptica*, *Clavibacter michiganensis* ssp. *sepedonicus*), vírus- (burgonya levélsodródás vírus, burgonya A-vírus, burgonya Y-vírus), fitoplazma- (stolbur fitoplazma), viroid- (burgonya orsósgumójúság viroid), levéltetű- (*Macrosiphum euphorbiae*, *Myzus persicae*) és fonálféreg- (*Globodera pallida*) rezisztenciával rendelkeznek [26–28, 40, 41, 49–57, 147, 148], és emiatt az általunk vizsgált származékok multifaktoriális rezisztenciája is további igazolását jelenti annak, hogy a *Solanum demissum* miért olyan közkedvelt keresztezési partner az európai burgonyafajták előállításában.

Hiperszenzitív komplex rezisztencia (N gének)

A burgonyapatogén vírusok előidézte igen súlyos, komplex megbetegedések – amelyek 100%-os termésveszteséget is előidézhetnek – szükségessé tették a vad *Solanum* fajok komplex rezisztenciavizsgálatait. Az 1968–2001 között

11. táblázat
Hiperszenzitív komplex rezisztencia (N gének)

<i>Solanum</i> fajok	Származékok	Vírusok ^{a)}	Irodalom
<i>S. acaule</i>	208856	PVX, PVY	121, 122
<i>S. alandiae</i>	BGRC 27163	CMV, PVX, PVY	129
<i>S. albicans</i>	OCH-11842	APMV, HMV, PVX, PVY, PVT, TRV	130
<i>S. brevidens</i>	245764	PVY, PVX	122, 128
<i>S. cardiophyllum</i>	283063	PVX, PVY, TMV	119, 120, 121, 122, 124
<i>S. demissum</i>	230579	AMV, CMV, HMV, TMV, ToMV, TRV	131
<i>S. laxissimum</i>	OCH-11855	HMV, PVT, PVY	130
<i>S. mochicense</i>	BGRC 18578	AMV, PVX	129
<i>S. neorossii</i>	BGRC 15587	AMV, PVX	129
<i>S. paucisectum</i>	BGRC 8162	AMV, PVX	129
<i>S. polytrichon</i>	186545	PVY, PVX	120, 128
<i>S. rigescens</i>	IS/C-1024	TNV, PVY	125, 127
<i>S. simplicifolium</i>	218224	PVA, PVY	121
<i>S. sparsipilium</i>	R 63.44	PVX, PVY	120, 121, 122
<i>S. stoloniferum</i>	160224	HMV, PVY	132
	161178	AMV, PVY	132, 147
	239410	AMV, CMV	134, 147
	275248	AMV, PVY	120, 132, 147
	498287	AMV, CMV	134, 147
	498288	CMV, PVY	132, 134
<i>S. symonii</i>	BIRM/S.0797	TNV, TRV	127
<i>S. vernei</i>	275155	PVY, TMV	119, 121, 122
	230468	TMV, PVY	119, 120, 124

^{a)} A vírusok nevei: AMV, Alfalfa mosaic *alfamovirus* (lucerna mozaik vírus); APMV, Andean potato mottle *comovirus* (burgonya andoki foltosság vírus); CMV, Cucumber mosaic *cucumovirus* (uborka mozaik vírus); HMV, Henbane mosaic *potyvirus* (beléndek mozaik vírus); PAMV, Potato aucuba mosaic *potexvirus* (burgonya aukuba mozaik vírus); PVA, Potato A *potyvirus* (burgonya A-vírus); PVT, Potato T *vitivirus* (burgonya T-vírus); PVX, Potato X *potexvirus* (burgonya X-vírus); PVY, Potato Y *potyvirus* (burgonya Y-vírus); TMV, Tobacco mosaic *tobamovirus* (dohány mozaik vírus); ToMV, Tomato mosaic *tobamovirus* (paradicsom mozaik vírus); TNV, Tobacco necrosis *necrovirus* (dohány nekrozis vírus); TRV, Tobacco rattle *tobravirus* [dohány rattle vírus (syn.: potato stem mottle virus) (burgonya szártarkulás vírus)].

végzett kutatásaink eredményei során 17 vad *Solanum* fajban mutattunk ki *N* génekkel rendelkező olyan hiperszenzitív rezisztenciaforrásokat, amelyek kettő vagy ennél több vírussal szemben is lokális, nekrotikus léziókkal reagáltak (11. táblázat). A komplex rezisztenciát mutató növények közül érdemes kiemelni a *Solanum albicans* perui, nemrégén identifikált fajt, amely 6 vírussal (burgonya andoki foltosság vírus, beléndek mozaik vírus, burgonya X-vírus, burgonya Y-vírus, burgonya T-vírus és dohány rattle vírus) szemben hiperszenzitív rezisztenciát mutatott. A vírusrezisztenciára nemesítésben igen fontos szerepet játszó *Solanum demissum* egy új származékában (PI. 230579) hat vírussal (lucerna mozaik vírus, uborka mozaik vírus, beléndek mozaik vírus, dohány mozaik vírus, paradicsom mozaik vírus, dohány rattle vírus) szemben új rezisztens gazda-vírus kapcsolatokat mutattunk ki. A vírusrezisztenciára nemesítésben legjobban ismert *Solanum stoloniferum* 6, eddig

12. táblázat
Extrém (immunis) komplex rezisztencia (R. gének)

<i>Solanum</i> fajok	Származékok	Vírusok ^{a)}	Irodalom
<i>S. acaule</i>	208856	PVX, TMV	121, 122, 124
<i>S. brevidens</i>	245764	PVY, PLRV	126, 128
	245763	PVY, PLRV	126, 128
	473401	PVY, PLRV	126, 128
<i>S. fernandezianum</i>	IS/C-1663	CMV, PVY	127
<i>S. stoloniferum</i>	230557	AMV, CMV, HMV	132, 134, 147, 135
	255525	AMV, PVY	132, 147, 135
	255548	PVY	132, 135
	272247	PVY, HMV, CMV, AMV	139
	275244	CMV, HMV	139
	275245	AMV, PVY	132, 147, 135
	275247	AMV, PVY, CMV	132, 134, 147, 135, 139
	338621	AMV, HMV	132, 135
	347771	AMV, CMV	134, 147, 135
	498005	PVY, CMV, HMV	132, 135, 139
<i>S. violacei-</i> <i>marmoratum</i>	498007	AMV, PVY, HMV	132, 147, 135, 139
	BGRC28037	AMV, CMV, PVX	129

a) A vírusok nevei: AMV, Alfalfa mosaic *alfamovirus* (lucerna mozaik vírus); CMV, Cucumber mosaic *cucumovirus* (uborka mozaik vírus); HMV, Henbane mosaic *potyvirus* (beléndek mozaik vírus); PLRV, Potato leafroll *poterovirus* (burgonya levélsodródás vírus); PVX, Potato X *potexvirus* (burgonya X-vírus); PVY, Potato Y *potyvirus* (burgonya Y-vírus); TMV, Tobacco mosaic *tobamovirus* (dohány mozaik vírus).

nem vizsgált származékában *N* génen alapuló rezisztenciát mutattunk ki a beléndek mozaik vírussal, a burgonya Y-vírussal, a lucerna mozaik vírussal és az uborka mozaik vírussal szemben. Az egyéb, többnyire teljesen ismeretlen gumós vad *Solanum* fajok rezisztenciája azért figyelemre méltó, mert velük kapcsolatban eddig nem végeztek vizsgálatokat.

Extrém (immunis) komplex rezisztencia (R gének)

Az extrém rezisztenciát, ill. immunitást mutató, komplex rezisztenciával rendelkező 5 vad *Solanum* faj közül figyelmet érdemel a *Solanum brevidens* gumó nélküli faj 3 származéka, annak ellenére, hogy – mint ismert – ivaros úton nem keresztezhető a burgonyával (12. táblázat). A PI. 245763, 245764, 473401 származékokban lévő *R* gének szomatikus sejtfúzióval kultúrburgonyába átvihetők. Figyelemre méltó a *Solanum violaceimarmoratum* új vad faj, amelynek multifaktoriális extrém rezisztenciája saját kísérleteinkben vált először ismertté. A vírusrezisztenciára nemesítésben leginkább ismert vad *Solanum stoloniferum* 11 származékában olyan *R* gének előfordulása vált ismertté, amelyek a burgonya Y-vírus mellett a lucerna mozaik vírussal, uborka mozaik vírussal és beléndek mozaik vírussal szemben is megnyilvánultak.

Összefoglalás és következtetések

Összefoglalva megállapítható, hogy 1968–2001 között 68 vad, többnyire új *Solanum* faj 147 származékára vonatkozóan olyan új kutatási eredményeket közöltünk, amelyek 10 vírusnemzetségbe tartozó 14 vírussal szembeni rezisztenciájukat tartalmazzák (13. táblázat). Hiperszenzitív *N* génen alapuló rezisztenciát 17 *Solanum* faj 24 származékában mutattunk ki 13 vírussal szemben. Extrém rezisztens, ill. immúnis, *R* génen alapuló rezisztenciát 5 vad *Solanum* faj 17 származékában állapítottunk meg 7 vírussal szemben. A nem gumóképző, *R* gént tartalmazó *Solanum brevidens* szomatikus sejtfúziójával olyan hibrideket állítottunk elő, amelyek közül 2 burgonya-hibrid extrém rezisztenciát, ill. immunitást mutatott a burgonya levélsodródás vírussal szemben. E helyen megjegyzem azonban, hogy az újabb kutatási eredmények szerint a *Solanum brevidens* vírusrezisztenciája a geográfiailag eltérő vírustörzsektől függ, és összefüggésben van a vírus sejtről sejtre történő terjedésének gátlásával [52, 53, 111–113].

13. táblázat

Összefoglaló áttekintés az általunk vizsgált vad *Solanum* fajok komplex vírusrezisztenciájával kapcsolatban elért eredményekről (1968–2001)

Vad <i>Solanum</i> fajok száma	=	68
Vizsgált származékok száma	=	147
Vírusok száma	=	14
Vírusnemzetségek száma	=	10
Országok (génbankok) száma	=	14
Hiperszenzitív komplex rezisztencia		
Fajok/származékok/vírusok száma	=	17/24/13
Extrém (immúnis) komplex rezisztencia		
Fajok/származékok/vírusok száma	=	5/17/7
Szomatikus hibridek száma		
<i>S. brevidens</i> x <i>S. tuberosum</i> cv. Gracia	=	12
PLRV* (potato leafroll <i>polerovirus</i>)		
immúnis hibrid	=	2
PLRV* (potato leafroll <i>polerovirus</i>)		
fogékony hibrid	=	10

* PLRV, potato leafroll *polerovirus* (burgonya levélsodródás vírus)

Köszönetnyilvánítás

Köszönetet mondok azoknak a hazai és külföldi intézeteknek, egyetemeknek, amelyekben hosszabb-rövidebb ideig dolgozhattam, és amelyek támogatták kutatásaimat. Köszönettel tartozom azoknak a hazai és külföldi professzortársaimnak, akik genetikai alapanyagok megküldésével bizalommal voltak irántam, akik kutatásaim iránt érdeklődést mutattak, és akik segítettek tudományos törekvéseimben. A teljességre igénye nélkül szeretném kiemelni Belák Sándor, Farkas Gábor, Horn Péter, Jermy Tibor, Király Zoltán, Klement Zoltán, Láng Géza, Pozsár Béla, Priszter Szaniszló, Sáringer Gyula, Solymosy Ferenc, Ubrizsy Gábor, J. Bamberg (Sturgeon Bay, USA), O. Bode (Braunschweig, Németország), J. A. De Bokx, L. Bos (Wageningen, Hollandia), J. G. Hawkes (Edinburgh, UK), R. Hoekstra (Wageningen, Hollandia), C. J. Jeffries (Edinburgh, UK), N. Juretić (Zágráb, Horvátország), Chr. Lehmann (Gatersleben, Németország), D.-E. Lesemann (Braunschweig, Németország), R. E. F. Matthews (Auckland, Új-Zéland), A. Mishra (Atlanta, USA), B. B. Nagaich (Shimla, India), F. Nienhaus (Bonn, Németország), C. Ochoa (Lima, Peru),

H. Ross (Köln-Vogelsang, Németország), H.-L. Weidemann (Braunschweig, Németország), H. Wenzl (Wien, Ausztria) nevét.

Hálával és szeretettel gondolok elhunyt tanítómestereimre és korán elhunyt munkatársaimra (Barsy Sarolta, id. Dohy János, Hinfner Kálmán, M. Klinkowski, D. Miličić, Rainiss Lajos, K. Schmelzer, Szirmai János, Beczner László, W. H. Besada, Lehoczky János).

Köszönettel tartozom hazai és külföldi asszisztenseimnek, intézeti és tanzéki munkatársaimnak, azoknak, akiknek példás segítsége és sok türelmetlenségem elviselése és megbocsátása nélkül nem juthattam volna ide. Különös hálával tartozom Molnár Katalin asszisztenseimnek, aki három évtizeden át tartó hűségéről biztosított. A 78 magyar és 22 külföldi társszerzőnek köszönöm, hogy velük a hazai és nemzetközi irodalomban együtt szerepelhettem.

Utoljára, de nem utolsósorban, hálás köszönettel tartozom a Magyar Tudományos Akadémiának és az MTA Támogatott Kutatóhelyek Irodájának azért, hogy támogatásukkal nemrég sikerült egy olyan egyetemi tanzéki kutatócsoportot is létrehozni, amelynek munkatársai – Kazinczi Gabriella, Pribék Dalma és Takács András Péter – a kutatócsoportban végzett tudományos munkájuk alapján habilitáltak, ill. szereztek PhD-fokozatot. Szakmailag és emberileg is boldoggá, széppé és megelégedetté tették életem utóbbi éveit. Ők jelentik számomra azt, hogy a kezdeteknek nincs vége, és talán a folytatás is örök, és a tudomány beláthatatlan távlatai előttük szélesebb kapukat nyitnak meg, és hozzám hasonlóan sok örömmel ajánlékozzák meg őket.

Epilógus

A burgonyakutatás és a vírusrezisztencia-kutatás az elmúlt évszázadban igen jelentős új eredménnyel gazdagította az egyetemes tudományt. Az utóbbi öt évtizedben igazi reneszánsza volt a *Solanum*-expedícióknak, a géncentrumok vizsgálatának, a genetikai anyagok felhasználásának és az új, rezisztens burgonyafajták előállításának. A tradicionális nemesítés során a gazdagének által közvetített rezisztencia (host-gene-mediated) eredményképpen olyan vírusrezisztens fajták előállítására került sor, amelyek két vagy három vírussal szemben is ellenállónak bizonyultak. Számos olyan fajta is előállításra került azonban, amelyek kevésbé vagy egyáltalán nem voltak rezisztensek. Ismert az is, hogy vírusokkal vagy egyéb kórokozókkal szembeni rezisztenciát tradicionális módszerekkel egyesíteni egyetlen fajtában úgy, hogy közben a vad keresztezési partnerek kedvezőtlen tulajdon-

ságait elimináljuk és a kívánatos agronómiai tulajdonságokat is kialakítsuk, nagyon nehéz és hosszsan tartó folyamat. Ennek ellenére jelentős sikereket értek el az ún. multiplex rezisztens szülőegyedek felhasználásával és a különböző vírusokkal szembeni rezisztencia kombinálásával szülőklónokban. Ezért – véleményem szerint – különösen fontosak azok a kutatási eredményeink, amelyek a nemesítés során felhasználható keresztezési partnerek komplex, ill. multiplex rezisztenciájára mutattak rá. Ezek az új ismeretek a különböző vírusokkal szembeni rezisztencia kombinálását, az ún. multiplex rezisztens szülők kiválogatását segítik elő.

Annak a véleményemnek adok kifejezést, hogy a tudomány új módszerei, mint a patogénektől származtatott rezisztencia (pl. köpenyfehérje-génnel, mozgásfehérje-génnel, replikáz-génnel, kódológénnel indukált rezisztencia) vagy a nem patogénektől származtatott rezisztencia (pl. ribozimokat kódoló génekkel, riboszóma-inaktiváló fehérjékkel vagy magasabb rendű állatok génjeivel indukált rezisztencia) és a funkcionális genomika által elért új eredmények, gyorsabbá, biztosabbá és biztonságosabbá teszik az új vírusrezisztens és nagyobb termőképességű burgonyafajták előállítását, amelynek az alapját a jövőben is a vad *Solanum* fajokból származó, izolált gének és génkomplexek jelenthetik. Ez a hit azt sugallja, hogy az elődök és saját munkám sem volt hiábavaló.

Amikor 1999-ben – az Indiai Burgonyakutató Társaság tiszteletbeli tagjaként – részt vettem Indiában a „Global Conference of Potato” nevű világkongresszuson, akkor ott hazaindulásom előtt kaptam egy tollat, amelyen a következő szöveg olvasható: „Breeding is future”. Úgy gondolom, hogy a nemesítés, legyen tradicionális vagy molekuláris, tradicionális és molekuláris, generációktól függetlenül értékesebb tulajdonságot jelent, hisz a „nemesítés” szó lelki nemességet, erkölcsi kiválóságot is jelent. Mindkettőre nagy szükségünk van.

Szerencsés életemben – a tudománynak köszönhetően – megismerhettem a világ szép tájait és jó embereit. Egy régi álmom azonban eddig nem teljesült, nem ismerhettem meg a perui Andok és a Titicaca-tó környékének csodálatos, *Solanum* növényekben gazdag világát, a *Solanum* fajok bámulatos diverzitását, pedig nekik köszönhetem, hogy titkaikat megosztották velem, és általuk széppé, boldoggá vált az életem. Úgy érzem, hogy a kötelező hála még hátravan. Addig is – az Andok és a Titicaca-tó helyett – hazamegyek a Balatonhoz, ahonnan életem ered, oda, ahol Németh László szavai szerint „A balatoni táj a költészet félkész árujaként kínálja édes vonalait”. Hazamegyek a természet csodálatos ajándékait rejtve megőrző Kis-Balatonhoz, a Georgikon és a Helikon mindmáig élő örökségéhez, a Balatoni-felvidék

hegyoldalaihoz, ahol évszázadokról mesélő girbegurba feketefenyők (*Pinus nigra*), kopár, talaj fölé emelkedő narancsvörös cserszömörécék (*Cotinus* spp.) és kunkorodó árvalányhajak (*Stipa* spp.) tündökölnek a Balaton ezüst- és aranyhídjaiban, ölelkező, színgazdag szivárványaiban. Ezek is csodálatos géntartálékok, és nekem remélhetőleg még további erőt adó források.

Az akadémiai székfoglaló elhangzása és nyomdai megjelenése között a Magyar Tudományos Akadémia, az MTA Támogatott Kutatóhelyek Irodája és az Országos Tudományos Kutatásai Alapprogramok (OTKA) támogatásával – amelyért hálás köszönetemet fejezem ki – részt vettem a Perui Burgonyakutatói Központ (Central Institute of Potato, CIP, Lima, Peru) konferenciáján, és látogatást tettem a perui Andok Titicaca-tó környékén is.

Irodalom

- [1] Kornberg, A. (1995): Science in the stationary phase. *Science*, 269: 1799.
- [2] Stelzner, G. (1950): Virusresistenz der Wildkartoffeln. *Z. Pflanzenzüchtung*, 29: 135–158.
- [3] Horváth J. (1999): *Növényvírusok in vivo*. Székfoglaló a Magyar Tudományos Akadémián. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, 1999, 21 pp.
- [4] Anonymous (2001): Újraírják Amerika történelmét. *História*, 4: 32.
- [5] Huamán, Z., Golmirzaire, A., Amoros, W. (1997): The potato. In Fuccillo, D., Sears, L., Stapleton, P. (eds.): *Biodiversity in Trust: Conservation and Use of Plant Genetic Resources in CGIAR Centres*. Cambridge Univ. Press., Cambridge, UK, 1997, 21–28.
- [6] Salaman, R. N. (1949): *The History and Social Influence of the Potato*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1949, 685 pp.
- [7] Brown, C. R. (1993): Origin and history of the potato. *Amer. Potato J.*, 70: 363–373.
- [8] Hawkes, J. G. (1967): *The history of potato*. Masters Memorial Lecture, 1966. *J. Roy. Hort. Soc.* 92: 207–224 (249–262; 288–302; 364–365).
- [9] Shekhawat, G. S. (1999): *Potato in India*. Central Potato Research Institute, Simla, 1999, 99 pp.
- [10] Mendoza, H. A., Sawyer, R. L. (1985): The breeding program at the International Potato Center. In Russel, G. E. (ed): *Progress in Plant Breeding*. Butterworths, U. K., 1985, 117–137.
- [11] Horton, D. (1991): *La papa: producción, comercialización y programas*. Centro Internac. de la Papa (CIP), Lima, Peru and Editorial Hemisfero Sur. Montevideo, Uruguay, 1992, 260 pp.
- [12] Horváth, J., Kazinczi, G. (2001): Potato virus research in Hungary: a short history with international aspects. In Khurana, S. M. P. (ed): *Global Research and Developments*. Vol. 1., IPA. Shimla (India) 2001, 304–321.

- [13] Mooney, P. R. (1981): *Saat-Multis und Welthunger*. Rowohlt Taschenbuch, Verlag GmbH. Reinbek-Hamburg, 1981, 171 pp.
- [14] Khalikulov, Z., Movlaynova, R., Konopka, J., Khodjaev, P., Street, K., Abdullaev, F. (2000): *Nurturing the Vavilov legacy*. ICARDA Caravan, 13: 14–15.
- [15] D'Orbigny, A. (1945): *Viaje a la America Meridional*. Volumes I–IV., Editorial Futuro. Buenos Aires, Argentina, 1945, 1614 pp.
- [16] Hawkes, J. G. (1997): A data base for wild and cultivated potatoes. *Euphytica*, 93: 155–161.
- [17] Vavilov, N. I. (1926): Studies on the origin of cultivated plants Trud. *Priklad Bot. Genet. Selekc.*, 16: 1–245.
- [18] Vavilov, N. I. (1935): Variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chron. Bot.*, 13: 1–364.
- [19] Ochoa, C. M. (1990): *The Potatoes of South America: Bolivia*. Cambridge Univ. Press., Cambridge, 1990, 512 pp.
- [20] Ochoa, C. M. (1983): *Solanum neovavilovii*: a new wild potato species from Bolivia. *Amer. Potato J.*, 60: 919–923.
- [21] Hardy, B. (1994): Carlos Ochoa – Potato prize winner. *CIP Circular*, 20: 7–9.
- [22] Hawkes, J. G. (1990): *The Potato – Evolution, Biodiversity and Genetic Resources*. Belhaven Press, London, 1990, 259 pp.
- [23] Hawkes, J. G. (1994): Origins of Cultivated Potatoes and Species Relationships. In Bradshaw, J. E., MacKay, G. R. (eds): *Potato Genetics*. CAB International. Wallingford, 1994, 3–42.
- [24] Bradshaw, J. E., MacKay, G. R. (1994): *Potato Genetics*. CAB International. Wallingford, 1994, 552 pp.
- [25] Hawkes, J. G. (1979): *Genetic poverty of potato in Europe*. Proc. Conf. Genet. Base Crops. PUDOC. Wageningen, 1978, 19–27.
- [26] Ross, H. (1978): *Wild species and primitive cultivars as ancestors of potato varieties*. Proc. Conf. Bradening Genet. Base Crops. PUDOC. Wageningen, 1978.
- [27] Hannemann, R. E., Jr., Bamberg, J. B. (1986): Inventory of tuber-bearing *Solanum* species. *Wisc. Agr. Exp. Stat. Bull.* Wisconsin, 1986, 533: 1–216.
- [28] Huamán, Z. (1987): *Inventory of Andean potato cultivars with resistance to some pests and diseases and other desirable traits*. International Potato Center (CIP). Lima, Peru, 1987, 22 pp.
- [29] Huamán, Z. (1986): Conservation of potato genetic resources at CIP. *CIP Circular*, 14: 1–7.
- [30] Huamán, Z. (1994): *Ex situ* conservation of potato genetic resources at CIP. *CIP Circular*, 20: 1–7.
- [31] Huamán, Z., Hoekstra, R., Bamberg, J. B. (2000): The Inter-genebank Potato Database and the dimensions of available wild potato germplasm. *Amer. J. Potato Res.*, 77: 353–362.

- [32] Spooner, D. M., Hoekstra, R., Van den Berg, R. G., Martinez, V. (1998): *Solanum* sect. Petota in Guatemala: Taxonomy and genetic resources. *Amer. J. Potato Res.*, 75: 3–17.
- [33] Bamberg, J. B., Huamán, Z., Hoekstra, R. (1995): International Cooperation in potato germplasm. In Duncan, R. R., Kral, D. M., Viney, M. K. (eds): *International Germplasm Transfer: Past and Present*. Crop. Sci. Soc. Amer., 23: 177–182.
- [34] Huamán, Z., Schmiediche, P. (1999): The potato genetic resources held in trust by the International Potato Center (CIP) in Peru. *Potato Res.*, 42: 413–426.
- [35] Huamán, Z., Ortiz, R., Gómez, R. (2000): Selecting a *Solanum tuberosum* subsp. andigena core collection using morphological, geographical, disease and pest descriptors. *Amer. J. Potato Res.*, 77: 183–190.
- [36] Street, K., Bounejmate, M. (2000): The hunt for green gold in Central Asia and the Caucasus. *ICARDA Caravan*, 13: 12–13.
- [37] Huamán, Z., Schmiediche, P. (1991): The importance of *ex situ* conservation of germplasm: A case study. *Diversity*, 7: 68–69.
- [38] Leppik, E. E. (1970): Gene centers of plants as sources of disease resistance. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 8: 323–344.
- [39] Knott, D. R., Dvorač, J. (1976): Alien germ plasm as a source of resistance to disease. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 14: 211–235.
- [40] Horváth J. (1984): Burgonyagéncentrumok: A rezisztenciagének és a víruspatogének forrásai. In Csaba Gy. (szerk.): *A biológia aktuális problémái*. Medicina Könyvkiadó, Budapest, 1984, 153–185.
- [41] Horváth, J. (1988): Potato gene centres, wild *Solanum* species, viruses and aphid vectors. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.*, 23: 423–448.
- [42] Lenné, J. M., Wood, D. (1991): Plant diseases and the use of wild germplasm. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 29: 35–63.
- [43] Kahn, R. P., Monroe, R. L. (1963): Detection of the tobacco veinal necrosis strain of potato virus Y in *Solanum cardenasii*, and *S. andigenum* introduced into the United States. *Phytopathology*, 53: 1356–1359.
- [44] Beczner, L., Horváth, J., Romhányi, I., Förster, H. (1984): Studies on the etiology of tuber necrotic ringspot disease in potato. *Potato Res.*, 27: 339–352.
- [45] Salazar, L. F., Bartolini, I., Flores, V. (2000): Evidence for the existence of PVYNTN in the Andes and a hypothesis towards its origin. *Fitopatologia*, 35: 87–90.
- [46] Horváth, J., Lesemann, D.-E., Koenig, R., Weidemann, H.-L., Hoekstra, R. (1993): Detection of a *tymovirus* from *Solanum hannemannii*. *Potato Quarantine Stat.*, 1: 2–3.
- [47] Ross, H. (1958): *Angangsmaterial für die Züchtung. Handbuch der Pflanzenzüchtung*. 2 Aufl., Band III. Verlag Paul Parey. Berlin und Hamburg, 1958, 43–59.
- [48] Khalikulov, Z., Movlaynova, R., Konopka, J., Khodjaev, P., Street, K., Abdullaev, F. (2000): Nurturing the Vavilov legacy. *ICARDA Caravan*, 13: 14–15.
- [49] Ross, H. (1986): Potato breeding: problems and perspectives. *Adv. Plant Breeding*, 13: 1–132.

- [50] Rothacker, D. (1961): Die wilden und kultivierten mittel- und südamerikanischen Kartoffelspecies einschliesslich der im Süden der USA vorkommenden Arten. In Schick, R., Klinkowski, M. (Herausg.): *Die Kartoffel*. VEB Deutscher Landw. Verlag, Berlin, 1961, 353–558.
- [51] Valkonen, J. P. T. (1994): Natural genes and mechanisms for resistance to viruses for resistance to viruses in cultivated and wild potato species (*Solanum* spp.). *Plant Breed.*, 112: 1–16.
- [52] Solomon-Blackburn, R., Barker, H. (2001): A review of host major-gene resistance to potato viruses X, Y, A and V in potato: genes, genetics and mapped locations. *Heredity*, 86: 8–16.
- [53] Solomon-Blackburn, R., Barker, H. (2001): Breeding virus resistant potatoes (*Solanum tuberosum*): a review of traditional and molecular approaches. *Heredity*, 86: 17–35.
- [54] Radcliffe, E. B., Lauer, F. I., Lee, M.-H., Robinson, D. P. (1981): *Evaluation of the United States Potato Collection for Resistance to Green Peach Aphid and Potato Aphid*. Agr. Exp. Stat. St. Paul, Minnesota, 1981, 41 pp.
- [55] Radcliffe, E. B., Lauer, F. I. (1968): *Resistance to Myzus persicae (Sulzer), Macrosiphum emphorbiae (Thomas), and Empoasca fabae (Harris) in the Wild Tuber-Bearing Solanum (Tourn.) L. Species*. Univ. of Minnesota, Agr. Exp. Stat. Minnesota, 1968, 26 pp.
- [56] Uhrig, H., Gebhardt, C., Tacke, E., Rohde, W., Salamini, F. (1992): Recent advances in breeding potatoes for disease resistance. *Neth. J. Pl. Path.*, 98. Suppl. 2: 193–210.
- [57] Ruiz de Galarreta, J. I., Carrasco, A., Salazar, A., Barrena, I., Iturrutxa, E., Maroquinez, R., Legorburu, F. J., Ritter, E. (1998): Wild *Solanum* species as resistance sources against different pathogens of potato. *Potato Res.*, 41: 57–68.
- [58] Barker, H. (1996): Inheritance of resistance to potato viruses Y and A in progeny obtained from potato cultivars containing gene Ry: evidence for a new gene for extreme resistance to PVA. *Theor. Appl. Genet.*, 93: 710–716.
- [59] Ritter, E., Debener, T., Barone, A., Salamini, F., Gebhardt, C. (1991): RFLP mapping on potato chromosomes of two genes controlling extreme resistance to potato X (PVX). *Mol. Gen. Genet.*, 227: 81–85.
- [60] Brigneti, G., Garcia-Mas, J., Baulcombe, D. C. (1997): Molecular mapping of the potato virus Y resistance gene Rysto in potato. *Theor. Appl. Genet.*, 94: 198–203.
- [61] De Jong, W., Forsyth, A., Leister, D., Gebhardt, C., Baulcombe, D. C. (1997): A potato hypersensitive resistance gene against potato virus X maps to a resistance gene cluster on chromosome 5. *Theor. Appl. Genet.*, 95: 246–252.
- [62] Hämäläinen, J. H., Watanabe, K. N., Valkonen, J. P. T., Arihara, A., Plaisted, R. L., Pehu, E. (1997): Mapping and marker-assisted selection for a gene for extreme resistance to potato virus Y. *Theor. Appl. Genet.*, 94: 192–197.

- [63] Hämäläinen, J. H., Sorri, V. A., Watanabe, K. N., Gebhardt, C., Valkonen, J. P. T. (1998): Molecular examination of a chromosome region that controls resistance to potato Y and A *potyvirus* in potato. *Theor. Appl. Genet.*, 96: 1036–1043.
- [64] Tommiska, T. J., Hämäläinen, J. H., Watanabe, K. N., Valkonen, J. P. T. (1998): Mapping of the gene *Nxphu* that controls hypersensitive resistance to potato virus X in *Solanum phureja* IvP35. *Theor. Appl. Genet.*, 96: 840–843.
- [65] Bendahmane, A., Kanyuka, A., Baulcombe, D. C. (1999): The *Rx* gene from potato controls separate virus resistance and cell death responses. *Plant Cell*, 11: 781–791.
- [66] Bryan, G., De Jong, W., Provan, J., Milbourne, D., McNicoll, J., Davidson, J., Ramsay, G., Wangh, R. (1999): *Potato genomics: a general strategy for the molecular genetic characterisation of Solanum germplasm*. Ann. Rep., 1998/99. Scottish Crop. Res. Institute. Invergowrie, Dundee, 1999, 101–104.
- [67] Dudits D. (2000): Új korszak a növénybiológiában és -nemesítésben. *Magyar Tudomány*, 5: 537–554.
- [68] Fehér A. (1998): Genomprogramok: a növényi biotechnológia hátországa. In Glatz F.: *Biotechnológia: lépéstartás Európával*. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, 1998, 43–45.
- [69] Plaisted, R. L., Hoopes, R. W. (1989): The past record and future prospects for the use of exotic potato germplasm. *Amer. Potato J.*, 66: 603–627.
- [70] Simmonds, N. W. (1962): Variability in crop plants, its use and conservation. *Biol. Rev.*, 37: 442–465.
- [71] Duvick, D. N. (1984): Genetic diversity in major farm crops on the farm and in the reserve. *Econ. Bot.*, 38: 161–178.
- [72] Dambroth, M. (1978): Levélbeli közlés
- [73] Browning, J. A. (1988): Current thinking on the use of diversity to buffer small grains against highly epidemic and variable foliar pathogens: problems and future prospects. In Simmonds, N. W., Rajaram, S. (eds): *Breeding Strategies for Resistance to the Rust of Wheat*. CIMMYT Mexico, DF. 1988, 76–90.
- [74] Vida G. (2000): Az ökológiai válságtól a technokultúráig. In Jávör B. (szerk.): *A jövő nemzedékek jogai*. Védegylet, Budapest, 2000, 8–22.
- [75] Várallyay Gy. (2001): A talaj vízgazdálkodása és a környezet. *Magyar Tudomány*, 7: 799–815.
- [76] Constanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R., Parnelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., van den Belt, M. (1997): The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253–260.
- [77] Balázs E. (2000): Egy új „zöld forradalom” küszöbén. *Magyar Tudomány*, 5: 573–579.
- [78] Meskó A. (2000): Átmenet a fenntarthatósághoz a 21. században. *Magyar Tudomány*, 10: 1252–1260.
- [79] Láng I. (2001): Stockholm–Rió–Johannesburg: Lesz-e új a Nap alatt a környezetvédelemben? *Magyar Tudomány*, 12: 1415–1422.

- [80] Bo Fu, S. (1984): Use of true potato seed in China. *CIP Circular*, 12: 6–7.
- [81] Pallais, N. (1994): True potato seed: A global perspective. *CIP Circular*, 20: 1–11.
- [82] Golmirzaie, A. M., Mendoza, A. (1998): Breeding strategies for true potato seed production. *CIP Circular*, 16: 1–8.
- [83] Howard, H. W. (1980): Storage of true seeds of potatoes for 24 years. *Pot. Res.*, 23: 241–242.
- [84] Ortiz, R. (1997): Breeding for potato production from true seed. *Plant Breed. Abstr.*, 67: 1355–1360.
- [85] Dudits D., Heszky L. (2000): *Növényi biotechnológia és géntechnológia*. Agroiinform Kiadó, Budapest, 2000, 312 pp.
- [86] Anonymous (1974): *Is This Life All There Is?* Wachturm-Gesellschaft, Selters-Taunus, 1975, 190 pp.
- [87] Persányi M. (szerk.) (1988): *Közös jövőnk. A Környezet és Fejlesztés Világbizottság jelentése*. Mezőgazdasági Könyvkiadó, Budapest, 1988, 404 pp.
- [88] Schubert, A., Láng, I. (2001): *The Literature Aftermath of the Brundtland Report „Our Common Future”*. A Bibliography Based on Citations in Science and Social Science Journals. Herald, Budapest, 2001, 155 pp.
- [89] Rissler, J., Mellon, M. (1996): *The Ecological Risks of Engineered Crops*. Cambridge, Ma, MIT Press, 1996.
- [90] Ellsstrand, N. C., Prentice, H. C., Hancock, J. F. (1999). Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 30: 539–563.
- [91] Tepher, M. (1993): Viral genes and transgenic plants. *Biotechnology*, 11: 1125–1132.
- [92] Mäki-Valkama, T., Valkonen, J. P. T. (1999): Pathogen derived resistance to potato virus Y: mechanisms and risks. *Agr. Food Sci. (Finland)*, 8: 493–513.
- [93] Love, S. L. (1994): Ecological risk of growing transgenic potatoes in the United States and Canada. *Amer. Pot. J.*, 71: 647–658.
- [94] Darvas B. (1997). *A genetikailag módosított élőszervezetek kibocsátásának környezeti kockázatai*. Fenntartható Fejlődés Bizottság, Környezetvédelmi és Területfejlesztési Minisztérium, Budapest, 1977, 51.
- [95] Monsanto (1994): *Plants resistant to infection by PLRV*. Internat. Pat. Appl. WO 94/18336.
- [96] Monsanto (1997): NewLeaf Potatoes. In *Biotechnology Resource Guide*. Naturemark Potatoes. www.naturemark.com.monsanto, 250 Bobwhite Court, Suite 300, Boisse, ID 83706, USA.
- [97] Heeres, P., Jacobsen, E., Visser, R. G. F. (1997): Behaviour of genetically modified amylose free potato clones as progenitors in a breeding program. *Euphytica*, 98: 169–175.
- [98] Clive J. (2000): Transzgénikus termesztett növények helyzete a világban. *Növényvédelem*, 36: 257–264.
- [99] Dudits D. (2000): *Transzgénikus növények és a világ mezőgazdasága*. Natural Acad. Press., Washington D. C., 2000, 59 pp.

- [100] Wuketits, F. M. (1998): *Eine kurze Kulturgeschichte der Biologie. Mythen, Darwinismus, Gentechnik*. Primus Verlag, Darmstadt, 1998.
- [101] Hardenberg, I. (199): Wissen: Wo liegen die Grenzen? *Deutschland*, 6: 50–61.
- [102] Dahiya, P. S., Sharma, H. C. (1999): *Potato: Facts and figures*. Global Conf. Potato. New Delhi, 1999, 28–46.
- [103] Horváth, J. (1967): Studies on strains of potato Y virus. 4. Anomalous strain. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.*, 2: 195–210.
- [104] Horváth, J. (1978): New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. III. *Tobravirus* group: Tobacco rattle virus. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.*, 13: 5–55.
- [105] Horváth, J., Horváth, A., Lönhárd, M., Mamula, D., Besada, W. H. (1978): Natural occurrence of a strain of tomato mosaic virus on potato in Hungary. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.*, 13: 299–305.
- [106] Horváth, J. (1981): Natural occurrence and some properties of alfalfa mosaic virus on potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Res.*, 24: 232–233.
- [107] Horváth, J., Salamon, P., Wolf, I., Kölber, M. (1988): Henbane mosaic *potyvirus* pathogenic to wild and cultivated potato. *Potato Res.*, 31: 311–320.
- [108] Horváth, J., Juretić, N., Wolf, I., Pintér, Cs. (1993): Natural occurrence of sowbane mosaic virus on *Chenopodium hybridum* L. in Hungary. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.*, 28: 379–389.
- [109] Horváth, J., Kazinczi, G. (1999): Reaction of *Solanum stoloniferum* Schlecht. et Bche and *Solanum demissum* Lindl. accessions to tomato spotted wilt *tospovirus* and sowbane mosaic *sobemovirus*. EAPR Virol. Sect. Meeting. Baden 1998. *BFL, Schriftenreihe*, 25: 13–17.
- [110] Horváth J., Gáborjányi R., Kazinczi G., Takács A. P. (2001): A paradicsom bronz-foltosság vírus (tomato spotted wilt virus, TSWV) első hazai előfordulása. *Növénytermelés*, megjel. alatt
- [111] Anonymous (1991): *International Potato Center. Lima (Peru)*. Ann. Rep., Lima 1991. 259.
- [112] Valkonen, J. P. T., Jones, M. G. K., Gibson, R. W. (1991): Resistance in *Solanum brevidens* to both potato virus Y and potato virus X may be associated with slow cell-to-cell spread. *J. Gen. Virol.*, 72: 231–236.
- [113] Derrick, P. M., Barker, H. (1997): Short and long distance spread of potato leafroll *luteovirus*, effects of host genes and transgenes conferring resistance to virus accumulation in potato. *J. Gen. Virol.*, 78: 243–251.
- [114] Horváth, J. (1977): Natural occurrence of a strain of tomato mosaic virus on potato in Hungary. *Potato Res.*, 20: 347–348.
- [115] Juretić, N., Horváth, J., Besada, W. H., Horváth, A., Lönhárd, M. (1977): Serological relationship of tomato mosaic virus isolated from potato to two members of tobamovirus group. *J. Indian Potato Assoc.*, 4: 64–65.
- [116] Horváth, J. (1980): *Natural occurrence and some properties of alfalfa mosaic virus on potato* (*Solanum tuberosum* L.). E. A. P. R. Virology Section Meeting. Rennes, 1980, 10.

- [117] Horváth, J. (1981): New artificial hosts and non-hosts of plant viruses and their role in the identification and separation of viruses. XV. Monotypic (*Almovirus*) group: Alfalfa mosaic virus. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.*, 16: 315–326.
- [118] Horváth, J. (1998): Potato virus Y (PVY) (genus *Potyvirus*, family Potyviridae). In Jeffries, C. (ed.): *Potato*. FAO/IPGRI Techn. Guidelines for the Safe Movement of Germplasm. No. 19. Food and Agr. Org. United Nations, Internat. Plant Genetic Res. Inst., Rome, 1998.
- [119] Horváth, J. (1968): Susceptibility and hypersensitivity to tobacco mosaic virus in wild species of potatoes. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.*, 3: 35–43.
- [120] Horváth, J. (1968): Susceptibility, hypersensitivity and immunity to potato virus Y in wild species of potatoes. *Acta Phytopath. Acad. Sci. Hung.*, 3: 19–206.
- [121] Horváth, J. (1968): A vírusrezisztenciára nemesítés eredményei és a dohánymozzaik vírus rezisztenciára nemesítés lehetőségei burgonyánál. *Növénytermelés*, 17: 225–238.
- [122] Horváth, J. (1970): Rezisztencia-vizsgálatok burgonyapatogén vírusokkal a *Solanum* nemzetségben és a dohánymozzaik-vírus átvitele burgonyagumóval. *Növényvédelem*, 6: 301–303.
- [123] Horváth, J. (1981): Újabb adatok a növények vírusfogékonyságáról. 2. Solanaceae (*Solanum* fajok). *Bot. Közlem.*, 68: 265–271.
- [124] Horváth, J. (1983): *The role of resistant plants in virology and plant breeding*. Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch.-Wiss. DDR, Berlin, 1983, 216: 201–216.
- [125] Horváth, J. (1984): *Unknown and less-known Solanum species as new hosts of potato virus Y*. 9th Conf. Eur. Assoc. Potato Res., Interlaken, 1984, 157–158.
- [126] Horváth, J., Király, Z., Föglein, F., Balogh, J. (1987): *Resistance to potato leafroll luteovirus in four accessions of Solanum brevidens* Phil. 10th Triennial Conf. E. A. P. R., Aalborg (Denmark), 1987, 321–322.
- [127] Horváth, J. (1987): Reaction of wild *Solanum* species to different viruses. *J. Indian Potato Assoc.*, 14: 104–108.
- [128] Horváth, J., Kölber, M., Wolf, I. (1988): Reaction of wild *Solanum* species to potato virus X and potato virus Y. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.*, 23: 465–470.
- [129] Horváth, J., Hoekstra, R. (1989): Reaction of some new Bolivian tuber-bearing *Solanum* species to different potato pathogenic viruses. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.*, 24: 351–362.
- [130] Horváth, J. (1990): *Reaction of three new wild Solanum species from Peru to six potato viruses*. 11th Triennial Conf. EAPR, Edinburgh (UK), 1990, 540–541.
- [131] Horváth, J. (1990): *Solanum demissum* P. I. 230579 a true seed host for some potato viruses. 11th Triennial Conf. EAPR, Edinburgh (UK), 1990, 267–268.
- [132] Horváth, J., Wolf, I. (1991): Reaction of *Solanum stoloniferum* accessions to potato virus Y and henbane mosaic virus. *Indian J. Virology*, 7: 176–178.
- [133] Horváth, J., Wolf, I. (1992): *Screening of Solanum stoloniferum for resistance to potato Y and henbane mosaic potyviruses*. Proc. EAPR Meeting, Vitoria – Gasteiz (Spain), 1992, 7: 53–56.

- [134] Horváth, J. (1994): Reaction of *Solanum stoloniferum* to cucumber mosaic *Cucumovirus*. *Acta Phytopath. et Entomol. Hung.*, 29: 105–108.
- [135] Horváth, J., Wolf, I. (1995): *Extreme and complex resistance to infection by NTN strain of potato Y Potyvirus and other viruses in genotypes of tuber bearing Solanum stoloniferum*. 9th EAPR Virology Section Meeting, Bled, Slovenia, 1995, 29–30.
- [136] Horváth, J., Francsics, I., Bősze, Z., Wolf, I., Pocsai, E. (1996): *Serological investigations on the symptomless accessions of Solanum brevidens infected by the NTN strain of potato Y Potyvirus (PVYNTN)*. 13th Triennial Conf. EAPR, Veldhoven, The Netherlands, 1996, 166–167.
- [137] Bősze, Z., Kazinczi, G., Horváth, J. (1996): Reaction of unknown *Solanum stoloniferum* Schlecht. et Bche and *Solanum demissum* Lindl. accessions to the tuber necrosis strain of potato Y *Potyvirus* (PVYNTN). *Acta Phytopath. et Entomol.*, 31: 169–174.
- [138] Takács A., Kazinczi G., Horváth J., Pribék D. (1998): Vad *Solanum* fajok rezisztenciájának vizsgálata a burgonya Y-vírus (potato Y *potyvirus*) NTN törzsével (PVYNTN) szemben. *Növénytermelés*, 47: 1–4.
- [139] Horváth, J., Balázs, E., Gáborjányi, R. (1998): Current plant virus research in Hungary. *Acta Phytopath. et Entomol.*, 33: 3–19.
- [140] Takács A., Horváth J. (1998): Vad *Solanum* fajok és származékaik rezisztenciájának vizsgálata a burgonya Y *potyvirus* C-törzsével (PVYC) szemben. [Resistance experiments on wild *Solanum* species to potato Y *potyvirus* C-strain (PVYC)]. Lippay J.–Vas K. *Nemzetközi Tud. Ülésszak, Budapest*, 1998 (Lippay-Vas Int. Sci. Symp.), 342–343.
- [141] Takács A., Horváth J. (1998): Újabb vad *Solanum* rezisztenciaforrások feltárása a burgonya Y *potyvirus* NTN-törzsével (PVYNTN) szemben [New (PVYNTN) resistant wild *Solanum* species to potato Y *potyvirus* NTN strain)]. Lippay J.–Vas K. *Nemzetközi Tud. Ülésszak Budapest*, 1998 (Lippay-Vas Int. Sci. Symp.), 344–345.
- [142] Horváth J. (1998): Potato virus Y (PVY) (genus *Potyvirus*, family Potyviridae). In Jeffries, C. (Ed.): *Potato. FAO/IPGRI Techn. Guidelines for the Safe Movement of Germplasm*. No. 19. Food and Agr. Org. United Nations, Internat. Plant Genetic Res. Inst., Rome, 1998.
- [143] Takács A., Pribék D., Horváth J., Kazinczi G. (1999): Újabb vad *Solanum* fajok rezisztenciája a burgonya Y-vírus C-törzsével (PVYC) szemben. *Növényvédelmi Fórum '99*. Keszthely, 1999.
- [144] Takács, A., Kazinczi, G., Horváth, J., Bősze, Z., Pribék, D. (1999): Resistance of new wild *Solanum* species to NTN strain of potato Y *potyvirus* (PVYNTN). *Medded. Fac. Landbouww. Univ. Gent*, 64/3b, 513–520.
- [145] Takács A. P., Pribék D., Horváth J., Kazinczi G. (2000): Dél-amerikai vad *Solanum* rezisztenciaforrások vizsgálata a burgonya Y-vírus NTN törzsével (PVYNTN) szemben. *X. Keszthelyi Növényvédelmi Fórum. Keszthely*, 2000, 63.
- [146] Takács A., Pribék D., Horváth J., Kazinczi G. (2000): Különböző vad *Solanum* fajok vírusfogékonysága a burgonya Y-vírus NTN törzsével (potato Y *potyvirus*,

- PVYNTN) és a dohány mozaik vírussal (tobacco mosaic *tobamovirus*, TMV) szemben. *Növényvédelem*, 36: 393–396.
- [147] Stegemann, H., Schnick, D. (1985): *Index 1985 europäischer Kartoffelsorten*. Mitteilungen Biologische Bundesanstalt. Braunschweig, 1985, 227 pp.
- [148] Darsow, U., Schüler, K. (1998): *Solanum demissum* in potato breeding. Beiträge zur Züchtungsforschung, 4: 31–33.
- [149] Hulbert, S. H., Webb, C. A., Smith, S. M., Sun, Q. (2001): Resistance gene complexes: evolution and utilization. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 39: 285–312.
- [150] Gebhardt, C., Valkonen, J. P. T. (2001): Organization of genes controlling disease resistance in the potato genome. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 39: 79–102.

Németh Tamás

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

NITROGÉN A TALAJ-NÖVÉNY RENDSZERBEN

Elhangzott 2002. január 15-én

Hazánkban a feltételesen megújulni képes termőtalaj a természeti erőforrások oldaláról a nemzeti vagyon 22-23%-ára becsülhető. A talajkészletek védelme, megóvása és ésszerű használata ezért közös feladat, amely az állam, a földtulajdonos és a földhasználó, egészében véve az egész társadalom kötelessége.

A termőtalaj védelmének szükségességét – a nemzeti vagyon jellegén túl – az is alátámasztja, hogy a fenntartható fejlődés egyre inkább épít a talaj különböző funkcióira (Várallyay, 1994; Stefanovits, Várallyay és Németh, 2001). Érdekes lehet áttekinteni azt is, hogy hogyan változhat térben és időben a talaj funkcióinak fontossága, a használók általi megítélése. Van, amikor csak a talaj termőképessége fontos, egyetlen értékmérő ilyenkor a termés hozam nagysága, ehhez társulhat a fejlődés egy bizonyos fokán a minőségi követelmény, esetleg a gazdaságosság, majd a gondolkodás peremén megjelent a környezet védelmének igénye. Ugyanakkor csapadékszegény években a vízraktározó szerep, a műtrágyák dotációjának megszűnte után a tápanyag-raktározó funkció került előtérbe. A környezet elszennyeződése során a stresszhatások erősödnek, egyre inkább fenyegetik a talajkészletek mennyiségét és minőségét, a talaj sokoldalú és egymáshoz kapcsolódó funkcióinak zavartalanságát. A szennyeződések során felerősödnek, külö-

nös jelentőséggel bírnak a talaj puffer-, szűrő-, detoxikáló, génrezervoár-funkciói, elsősorban a különösen érzékeny területeken.

A talajkészleteket két alapvető veszély fenyegeti: a különböző *talajdegradációs folyamatok* (víz- és szélerózió, talajsavanyodás, szikesedés, fizikai degradáció, biológiai degradáció, kedvezőtlen változások a talaj tápanyagtartalmában és a talaj pufferkapacitásának a csökkenése), valamint a talajt érő *szennyeződések*. Mindezek ellenére a talajkészletek minősége, funkcióképessége és termékenysége megőrizhető, fenntartható.

A több évezreden keresztül különböző művelési módokkal folytatott (szántóföldi) mezőgazdasági tevékenység célja az idők folyamán sem változott, legfeljebb tudatosan nem volt felismerve, illetve megfogalmazva. Ez a cél a (szűkebb) környezet, család, közösség, falu, ország majd a világ népességének elegendő mennyiségű és megfelelő minőségű élelmiszerrel történő ellátása.

A nitrogén biogeokémiai körforgalmának elemei

A nagy (geológiai) és kis (biológiai) elemforgalmak általában sem, a nitrogén esetében pedig különösen nem választhatók el egymástól. A bioszférában, mely a későbbiekben részletesen vizsgált, elemzett és tárgyalt talajt is magában foglalja, a folyamatokat célszerű új kategóriában, a biogeokémiai ciklusban vizsgálni. Ez a két (nagy és kis) körforgalom határán található. Magán a biogeokémiai cikluson azt értjük, hogy az elemek körforgalmában élő szervezetek, földtani tényezők és képződmények, valamint kémiai reakcióhálózatok is részt vesznek. A biogeokémiai ciklus folyamatainak általános jellemzője, hogy

- az elem(ek) az élettelen környezetből az élő szervezetekbe, majd egy bizonyos idő eltelte után onnan vissza vándorol(nak);
- a körforgalomhoz nagy, geológiai méretű és léptékű tartalékok (depók) kapcsolódnak, melyeket a bioszféra átmenetileg nem aknáz ki (nem tud kiaknázni) teljes mértékben;
- az elem(ek) az átalakulások során szervesbe és szervetlenbe kerülhetnek, miközben oxidációs fokuk is megváltozik.

Olyan körforgalmakban, mint amilyen a nitrogén biogeokémiai körforgalma is, az átalakulások színtere lehet a gázfázis (légkör) vagy a talaj és az al-talaj (kőzet, üledékes kőzet). A légkörben lezajló folyamatokra az a jellemző, hogy a gázfázisban a ciklusok gyors lefolyásúak, a fellépő veszteségek

általában elenyészők vagy korlátozott hatásúak az élővilág szempontjából, ugyanakkor a bioszféra másik határán, a talajban (és az altalajban) a ciklusok lefolyása lassúbb, ezért a hiányok (esetleges veszteségek) kiegyenlítődése hosszú időt vesz igénybe, emiatt a hiány korlátozó lehet az élő szervezetekre. Ez utóbbira példa az eróziós veszteségek hatása a növények ásványi táplálkozására vagy a rekultivációs területek termékenységeinek problémaköre.

A nitrogén-körforgalomban mind az atmoszférában, mind a talajban zajló folyamatoknak, átalakulásoknak jelentősége van. A biogeokémiai ciklusban sem minden folyamat azonos, megkülönböztethetünk biotikus és abiotikus szakaszokat. Abiotikus szakaszok például nitrogén esetében elsősorban az atmoszférában és a litoszférában zajlanak, míg a biotikus folyamatok zöme a hidro-, a pedo- és a bioszférában történik.

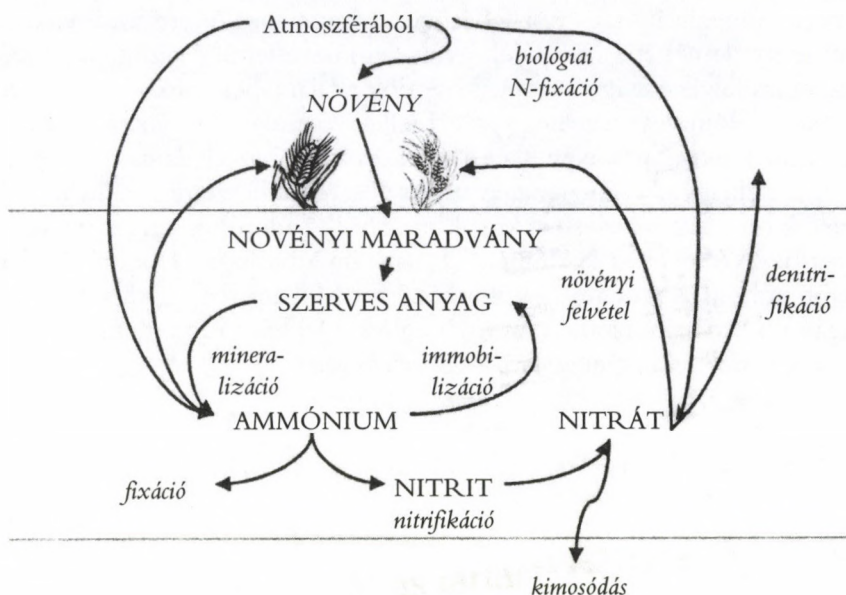
A biogeokémiai körforgalomról összevontan az állapítható meg, hogy a bioszféra evolúciójának előrehaladtával nő a biológiailag ellenőrzött szakasz az elemek átrendeződésében, és ezzel párhuzamosan csökken az abiotikus szakasz aránya. Erre jó példát szolgáltat a trópusi őserdő-zóna, melynek elemkészlete szinte állandó, és az elemforgalom szinte egészében biológiailag behatárolt. Ennek jellemzője, hogy közel a teljes, a körforgalomban részt vevő elemkészlet az élő szervezetekbe épült, ez gyors tápanyagforgalmat jelent, amit a szerves maradványok gyors mikrobiológiai lebontása (és intenzív mineralizálódása) tesz lehetővé. A mineralizálódott (ásványi kötésbe átment) elemeket a növények gyökerei közvetlenül és szinte teljes egészében újra felveszik, így a trópusi őserdők talajai tápelemekben szegények. Ez azzal az előnnyel is jár, hogy az ott jellemzően nagy intenzitású esőzések nem moshatják ki a tápelemeket a gyökérszónából az altalajba, nem tudják az elemek elhagyni a bioszférát. A trópusi őserdőkkel szemben állnak azok a területek (magasabb szélességi körökön), ahol az adott klimatikus viszonyok között, illetve speciális körülmények hatására a biológiai lebontás korlátozottabb, a holt szerves anyag különböző formákban (tőzeg, kőszén, kőolaj, földgáz stb.) felhalmozódhat, és így geológiai léptékű időtartamra elvész az élővilág, a bioszféra tápelem-körforgalma számára.

Nitrogén a talaj-növény rendszerben

A talajban található nitrogén döntő többsége szerves anyaghoz és különböző ásványokhoz kötött, általában csak kis töredéke mutatható ki adott időpillanatban a növények számára felvehető, ásványi formában. A talajok művelésbe vonásával az eredeti szerves anyag mennyisége, így a nitrogén-

tartalom is általában csökken, majd a talaj tulajdonságainak és a környezeti feltételeknek megfelelően új egyensúly alakul ki a különböző nitrogénformák között. A szántóföldi növénytermesztés keretei között a terméssel eltávolított nitrogén mennyiségét – éppen emiatt az egyensúly miatt – pótolni kell, nitrogénpótlás nélkül a gazdaságos termelés nem tartható fenn. Egy adott szint után ez már nem képzelhető el műtrágyák alkalmazása nélkül, világméretben a műtrágyázás megindítására a második világháborút követő években került sor.

A helyzet a korábbiakhoz képest ismét drasztikusan változott a 19. század második felétől az ember, elsősorban az iparosodott ember hatására. Ezek az antropogén hatások, melyek a természeti erőforrások átrendezésével, szféra-váltásokkal (pl. bányászat), a fosszilis energiaforrások (szén, kőolaj) nagymértékű használatával és így nemcsak fogyasztásával, de a melléktermékek felszabadulása, depozíciója révén a vegyületek arányának megváltoztatásával is jártak, már maradandóan nyomják rá a bélyegüket a földi szférákra. Az antropogén hatásra felerősödött változások azt is eredményezhetik, hogy a korábban ciklikus változások (üvegházhatás, az ózonlyuk növekedés stb.) irreverzibilissé válhatnak, ez az irreverzibilis változás pedig már a különböző szférák között elemforgalmakat alapjaiban változtathatja meg.



1. ábra

A nitrogén mind a négy szférában (litoszféra, atmoszféra, hidroszféra és bioszféra) jelentős mennyiségben található, egyaránt részt vesz a szférák közötti és a szférákon belüli rendkívül bonyolult körforgalmakban. A nitrogén körforgalma összetettebb, mint a bioszféra egyéb elemeié, ezt az elem korábban már tárgyalt fizikai és kémiai tulajdonságai okozzák. A körforgalom transzformációs és transzportfolyamatokból áll össze. Az összetett, a nagy (geológiai) és a kis (biológiai) körforgalmat is magában foglaló rendszer transzportfolyamatai összefonódnak, és átfedik egymást, többirányú elágazások figyelhetők meg. Az elágazások egyik, ha nem a legfontosabb metszéspontja a talaj, amelyben a geológiai (fizikai, fizikai-kémiai, kémiai) és a biológiai folyamatok a legszorosabb kölcsönhatásban vannak, zajlanak, de ezek a folyamatok nem vezetnek el egyensúlyi állapothoz. A biológiai folyamatok bekapcsolódása miatt minőségileg is új változások történnek (1. ábra).

A talaj

A hazai talajok kialakulására az volt a jellemző, hogy a Kárpát-medence a harmadidőszak közepén a környező hegységek gyűrődése és kiemelkedése után lesüllyedéssel keletkezett. A harmadkor végén kialakult és lefolyt tenger mély medencéjét folyók töltötték fel. A főbb talajtípusok a klímától függően alakultak ki. Jellegüket tekintve azok a talajok, melyeken a termékenységét gátló tényezők szerepe elhanyagolható, anyagforgalmi és vízháztartási típusuk szerint három fő csoportba oszthatók:

Csernozjom jellegű talajok: jellemzőjük, hogy szárazabb klíma hatására alakultak ki, nincs talajvízhatás, az anyagforgalmi és vízháztartási folyamatok egyensúlyiak.

Barna erdőtalajok: nedvesebb klíma hatására alakultak ki, talajvízhatás általában nincs, lefelé irányuló vízmozgás és ezért az anyagforgalmi rendszerben kilúgzás lehet.

Réti jellegű talajok: szárazabb klíma hatására alakultak ki, hidromorf talajok, a vízmozgás felfelé irányul, emiatt az anyagforgalmi folyamatok a felhalmozódás felé tolódnak el.

Barna erdőtalajok a Dunántúl nyugati felén és a hegységek mentén, a csernozjomtalajok zömükben a Tiszántúlon, a Duna–Tisza köze déli részén, a Dunántúl keleti részén és a Kisalföldön helyezkednek el. Réti talajok elsősorban a mélyebb helyeken, folyók, patakok környezetében, ártereken alakultak ki. Szikeseket a Duna-Tisza közének és a Tiszántúlnak a

mélyebb fekvésű részein, míg homokos váztalajokat a Nyírségben, a Duna–Tisza közén és Somogyban lehet nagyobb összefüggő területeken találni.

Növénytermesztési szempontból a talajok minőségének egyik legjelentősebb jellemzője a termőképessége, termékenységé. A talaj természetes termőképessége azt jelenti, hogy a környezeti feltételek (éghajlat), a talaj fizikai és kémiai tulajdonságai, adottságai milyen potenciális termékenységet biztosítanak a termesztett növények számára. A talaj termékenységé nem vonatkoztatható el a talajban zajló biológiai és biokémiai folyamatoktól sem, így a termékenység másik, természetes eleme a talaj biológiai élete. A talajbiológiai folyamatokat a külső tényezők éppúgy befolyásolják, mint a korábban már említett fizikai és kémiai folyamatokat. A biológiai élet döntően a gyökérzónában, a talaj humuszos rétegében zajlik, így a humuszos réteg mélysége, a humusz minősége ezekben a folyamatokban alapvetően meghatározó.

A talaj minőségének megőrzése több szempontból (nem utolsósorban etikailag) is kötelező érvényű, nem elhanyagolható szempont a talajkészlet nemzeti vagyoni volta, valamint az sem, hogy nem emberi léptékű kategória. Ez utóbbi azt jelenti, hogy már az emberiség kialakulása előtt is létezett, és minden generációnak alapvető kötelessége a termékenység további fenntartása és az újabb generációk számára történő megőrzése úgy, hogy a jelenlegi igényeket is kielégítse (Németh, 1995; Németh–Várallyay, 1993; Stefanovits, 1975; 1977; 1984; Várallyay–Németh, 1995).

Az is ismert azonban, hogy a fejlődés előrehaladásával – elsősorban antropogén eredetű okok miatt – a talajok potenciális termékenységé megváltoz(hat)ott. A talajok művelésbe vonásával – még a legkörültekintőbb eljárás esetén is – változások következnek be a természetes, eredeti termékenységben. A termesztéstechnológiák egy része olyan, hogy alkalmazásukkal a termőképesség javítható. Másik oldalról e technológiák kedvezőtlen változásokat, degradációs folyamatokat is beindíthatnak. A degradációs folyamatok sok esetben irreverzibilisek, megfordíthatatlanok, és maradandó változásokat, károsodásokat okoznak a környezetben (Várallyay, 1989; 1990; 1994). A kisebb jelentőségű, javítható változások közé tartoznak például a kémiai környezetben bekövetkezettek (a tápelemtartalom változása, kismértékű pH-csökkenés), melyek az idő folyamán önmaguktól helyreállnak, vagy – mint például a savanyosodás estében meszezéssel – beavatkozással megszüntethetők. A környezetre és a további időszakokra sokkal veszélyesebbek azok a változások, melyek megfordíthatatlanok (ilyen például a felszín közeli, szerves anyagban gazdag, termékeny réteg eróziós, deflációs vesztesége).

A korábbiakban láttuk, hogy a talajok értékében, termékenységében mennyire fontos, meghatározó a víz. A víznek a degradációs folyamatokban is kitüntetett, kettős szerepe van. Míg egyrészt a vízbőség a felszínen elfolyással és erózióval veszteségeket okoz, egyúttal a szelvényen átfolyva és a talajvízbe jutva csökkentheti a tápelem-koncentrációt (áttételeken a termékenységet) a gyökérzónában. Másrészt pedig vízhiány esetén a kiszáradt felső rétegek deflációs károkat szenvedhetnek – melyet a talajművelések még tetézhettek –, illetve vízhiány felléptekor nemcsak a növények vízfelvétele, hanem a tápelemek oldatba jutása és felvétele is limitált.

A talaj-termőképesség megőrzésének természetes és antropogén tényezői vannak. Természetes a különböző térbeli inhomogenitások együttes hatása, a változások időbeli dinamikája, a változások tartománya (reverzibilis, illetve irreverzibilis). Ilyen lehet pl. a talajvízszint-süllyedés természetes okok által bekövetkezve. Az antropogén tényezők a termesztéshez szükséges beavatkozások (művelés, tápanyag-utánpótlás stb.). Ez utóbbiak szintén okozhatnak reverzibilis és irreverzibilis változásokat. (A víz oldaláról például idetartoznak a nem mezőgazdasági célú vízkiemelések okozta vízszintsüllyedések.) A degradációs folyamatok mindegyike csökkenti a talajok termőképességét. Az egyik legfontosabb követelmény a talaj felső, humuszos rétegének megőrzése, nemcsak termesztési, de környezetvédelmi okok miatt is. (Az erózióval és deflációval elkerült humuszos talaj nemcsak az eredeti helyéről hiányzik, hanem gyakran a lerakódási helyen sem kell.)

A hazánkéhoz hasonló adottságú területeken, mint korábban már utaltunk rá, a növénytermesztés szempontjából limitáló tényező a víz. A csapadék mennyiségének és megoszlásának jelentős szerepe van a növények vízigényének kielégítésében. A növények vízellátását az éghajlati tényezőkön túl azonban a talajadottságok is jelentősen befolyásolják. A talaj az a természeti kincs, mely képes feltételeken megújulva a növényeket táplálékkal és vízzel ellátni. A talaj vízgazdálkodásának szempontjából kiemelkedő szerepe van a talaj kolloid- és humusztartalmának (ezek minőségének), a talaj termőrétege és altalaja vastagságának (minőségének), valamint a talaj vízbefogadó és víztározó képességének. Az átlagostól eltérő környezeti feltételek nemcsak közvetlenül, hanem áttételeken is hatnak, például úgy, hogy a kedvezőtlen talajadottságok miatt még a kevés érkező csapadék sem tud beszívárogni és hasznosulni. A talaj tulajdonságaiban meglevő különbségek kedvezőtlen körülmények között még erősebben jelentkezhetnek. Így például aszályos körülmények között kimutatták, hogy jó szerkezetű talajon 1,0–1,2 m-es talajvízszint esetén a növények nem sínylették meg a csapadékhiányt [Aszály, 1983 (1993); Cselőtei és Harnos (1994)].

A rendelkezésre álló eszközökkel a környezeti feltételekhez alkalmazkodó növénytermesztés megvalósítható, illetve arra is van lehetőség, hogy a kedvezőtlen hatásokat mérsékeljük. Ezek egyike, hogy a növények vízfogyasztása különböző, vannak kis, közepes és nagy vízfelhasználású növények. Kis vízfelhasználásúak: borsó, lóbab, csillagfürt, mák, dohány, takarmánykeverékek; közepesek például: őszi és tavaszi kalászosok, silónövények, len, míg nagy felhasználásúak: kukorica, napraforgó, cukorrépa, lucerna. Ez azt is jelenti, hogy ennek megfelelően aknázzák ki a növények a gyökerekkel átszótt talajréteg víztartalmát. A vízigény mellett a vízzel szembeni érzékenység is fontos termesztési tulajdonság. Így pl. a sekélyen gyökerező, rövid tenyészidejű növények vízigénye nem nagy, de érzékenyek, ugyanakkor a mélyebben gyökerező növények (a talaj mélyebb rétegét átjárva és annak vízkészletét hasznosítva) jobban át tudják vészelni a csapadékszegény időszakot. A növények növekedését és fejlődését figyelve is van kritikus időszak, ez pedig a generatív szervek kialakulásának az időszaka, ekkor a növények vízigénye és a vízhiánnyal szembeni érzékenysége egyaránt nő. Az utóbbi évek hazai időjárását nyomon követve megfigyelhető, hogy az aszály a száraz, meleg hónapokban (július, augusztus) lépett fel, így egybeesett a kukorica érzékeny időszakával, és ez okozta a legnagyobb problémát. A befolyásoló tényezők között jelentős szerepe van a talajművelésnek is. A talajművelés módjától, a művelések számától nagymértékben függ a talajfelszín párologtatása. A nyári talajművelés során a terület gyors lezárása, a tavaszi talaj-előkészítési műveleteknél a forgatás kiiktatása párologtatócsökkentő, víztakarékos megoldásnak tekinthető. Érdekes ezzel kapcsolatban, hogy a nagy produktumú, de extenzíven termelő Kanadában a farmerek még napjainkban is 2-3 évenként víztározási célból ugaroltatják a talajt egy-egy évig.

Nitrogén a talajokban

A talaj az a közeg, ahol a szerves és a szervetlen kémiai folyamatok egyaránt előfordulnak, zajlanak. Itt találkozik, keveredik az atmoszférából származó szén és nitrogén a litoszférából származó különböző elemekkel, élő szervezetek is találhatók itt, melyek képesek a nap sugárzási energiájának megkötésére. A talaj képes az élő szervezeteknek biztonságos élőhelyet biztosítani, pufferkapacitása révén a kedvezőtlen környezeti hatásokat mérsékelni, esetleg eliminálni. (Ilyenek például a kiszáradás elleni védelem a talaj víztartó képessége révén, valamint azok az átalakulások, melyek a három fázis – szilárd, folyadék, gáz – között zajlanak le).

A talajok nitrogénkészletének kb. 95%-a szerves kötésben található, az így kötött mennyiség mintegy 25–40%-a alfa-amino nitrogén, másik része pedig aminocukrok, aminosavak és egyéb szerves vegyületek formájában mutatható ki. A szerves N-formák közül az ammónium és a nitrát fordul elő nagyobb mértékben, míg nitrit csak rövid ideig, intermediéerként mutatható ki. Az ammónium-ion pozitív töltése révén a talajásványokban is megkötődhet, adszorbeálódhat, míg a nitrát negatív töltése révén arid talajokon nem kötődik meg, ami azt is jelenti, hogy pozitív vízmérleg esetén a vízzel a gyökérszónát elhagyva mélyebb talajrétegekbe mosódhat.

Stefanovits (1975) a magyarországi talajokat, össz-nitrogéntartalmuk alapján N-ellátottság szempontjából jellemezte, és ennek egyik lehetséges csoportosításaként (ami csak áttételesen veszi figyelembe az egyéb talajtulajdonságokat) az alábbi kategóriákat alakította ki:

–0,05% N	igen szegény talajok
0,05–0,10% N	gyengén ellátott talajok
0,10–0,25% N	közepesen ellátott talajok
0,2– % N	jól ellátott talajok

A talaj nitrogénforgalmát, nitrogénagazdálkodását önmagában nehéz megítélni, a művelésbe vont területeken fontos információt ad a szén nitrogénhez viszonyított aránya, a C/N arány. Mikrobiológiai megközelítésből elmondható, hogy 20-nál kisebb C/N aránynál a nitrogén a szerves kötésekből felszabadul (mineralizáció), míg 30-nál nagyobb C/N arány esetén a nitrogén szerves formákban történő megkötődése (immobilizáció) az uralkodó folyamat.

A talaj össz-nitrogéntartalmának növekedése elsősorban a mikrobiológiai folyamatok függvénye, ez azt is jelenti, hogy a talajnak azokban a szelvény szintjeiben található a legtöbb nitrogén, melyben a (mikro)biológiai tevékenység a legaktívabb. Ez általában a humuszos réteg. Az össz-nitrogén talajszelvénybeli eloszlása követi a humusztartalom eloszlását. A mennyiségi összefüggésen túl minőségi összefüggés is található, a tényleges nitrogéntartalom függ a humusz minőségétől is. A talajok nitrogénellátottságának csökkenése az alábbi okokra vezethető vissza:

- az össz-N-tartalom csökkenése vagy
- a nitrogén oldhatóságának, növények általi felvehetőségének csökkenése.

Az első típusra kiváltó okként általánosságban az erózió (defláció) említhető meg, míg a második típusra a nitrát kimosódása vagy az ammónium volatilizációja jó példa. Kisebb mértékű és könnyebben orvosolható felvehetőségbeli veszteséget okozhat a nitrogén kötési formájának, valamint a szerves és szervesetlen formák arányainak megváltozása

Nitrogénátalakulási és transzportfolyamatok vizsgálata a talajban

A talajok nitrogénszolgáltató képessége nagyban függ a szervesanyag-tartalmuktól és a szerves anyag minőségétől. Ugyanakkor ez a nitrogénszolgáltató képesség a mineralizációval is jellemezhető (Németh–Szebeni, 1987; Szebeni–Németh, 1987). Különböző biológiai (inkubációs) és kémiai (oldószeres) módszer ismert a talajok nitrogénszolgáltató képességének (mineralizációjának) becslésére (Stanford, 1982; Keeney, 1982; Filep és Tóthné, 1980a, b). A módszerek közös célja az, hogy pontosabb információt nyújtson arról a nitrogénmennyiségről, mely a tenyészedési idő alatt a talajok szervesanyag-tartalmából a növények rendelkezésére állhat. A kémiai módszerek lényege, hogy olyan oldószert alkalmazzanak, mellyel megközelítően annyi N-t tudnak a szerves formákból kivonni, mint amennyi a mikrobiális tevékenység hatására képződne. Ismert a különböző töménységű kénsavval, sósavval, valamint alkáli- és földalkáli-hidroxidokkal, továbbá lúgos KMnO_4 -gyel, végül a forró vízzel hidrolizálható N-mérés (Sarkadi, 1957; 1975). Hargitai (1960, 1961) például egymást követő kénsavas és hidrogén-peroxidos kezeléseket javasolt a különböző mértékben hidrolizálható N-frakciók kinyerésére. Keeney (1965) húszféle kémiai hidrolízises módszer összehasonlításakor arra a megállapításra jutott, hogy a tenyészedési kísérletek eredményei legjobban a forró vízzel kivonható N-mennyiségével korreláltak. Keeney és Bremner (1966a, b, c) a talaj szerves anyagából származó rész meghatározására ún. N-indexet határoztak meg. A kémiai módszerekkel kísérletezve Stanford és Smith (1978) végül kidolgoztak egy módszert, mellyel inkubáció nélkül meg tudták adni nagy pontossággal az időegységre eső mineralizálódott N mennyiségét.

[Sarkadi (1975) megállapította, hogy hazánkban nem rendelkezünk elegendő kísérleti adattal, melyek alapján a kémiai módszerek bármelyike a gyakorlat számára javasolható lett volna. Így a gyakorlatban a 3–5 évenként végzett talajvizsgálatok során meg kellett elégedni a humusztartalom megállapításával. Az összefüggés lazasága a talajtulajdonságok, az időjárás és az agrotechnikai tényezők módosító hatásainak figyelembevételével javulhatott, így a módszer a gyakorlatban alkalmazható volt. Arra a megállapításra jutott, hogy az azonos humusztartalmú talajokban a nitrogén ásványosodásának a mértéke a fenti tényezőktől függően változik, s ez azt jelenti, hogy akkor jellemezhető is.]

A biológiai (mikrobiológiai) módszerek közé tartoznak az inkubációs (érleléses) módszerek. Ezek aerob és anaerob körülmények között alkalmazhatók. Az inkubációs módszerek lényege, hogy meghatározott környezeti feltételek mellett (hőmérséklet, nedvességtartalom stb.) meghatározott ideig termosztátokban érlelik a talajokat, majd mérik az ezen időtartam alatt képződött ásványi-N-mennyiségeket. A fenti tényezők változásától függően az érlelésnek igen sok változata ismeretes, hazánkban közülük a Várallyay-féle módszer volt a legismertebb (Ballenegger és Di Gléria, 1962; id. Várallyay, 1937; 1943; id. Várallyay és Keresztény, 1952). Id. Várallyay és Keresztény (1952) a talajok mineralizációs képességét tenyészedényes kísérletben is mérték, növényborítás nélküli kezeléseken. A biológiai módszereket választó kutatók általában a légszáraz talajból indultak ki, azt újrantedvesítették, majd különböző ideig aerob vagy anaerob körülmények között érlelték (Addiscott, 1983; Dendooven et al., 1987; Keeney-Bremner, 1966a; 1966b; Kowalenko-Cameron, 1976).

Latkovicsné (1974, 1979, 1980, 1981, 1982a, 1982b), Latkovicsné és Füleký (1995), valamint Heltai et al. (1991) különböző talajokban vizsgálták – néhány esetben ^{15}N jelzett izotóp alkalmazásával is – nitrogén-műtrágya átalakulását. Eredményeik igazolták, hogy az N-trágyák hatására jelentősen nőtt a talajok ásványi-N-tartalma.

A talajminták érlelésekor a kiindulási alapállapot mellett a talajba jutó egyéb nitrogéntartalmú anyagok mennyisége és minősége is fontos. (Ez különösen igaz a szántóföldi művelésbe vont talajoknál, ahol a növények termesztése során a tápanyagokat szerves és szervetlen trágyákkal pótolják.) Ha a kísérleteket olyan kombinációban tudjuk beállítani, ahol ezek a tényezők, paraméterek az egyedi hatásukon túl kezeléskombinációkban is szerepelnek, valamint a műtrágyán túl növényi maradványt is juttatunk a rendszerbe, további fontos megfigyeléseket tehetünk e bonyolult, élőlényeket (mikroorganizmusokat) is magában foglaló rendszer jobb megismerésében. A nitrogénátalakulási folyamatok hazai talajokban történő vizsgálatára, a fenti szempontok figyelembevételével, egy több éven át folyó inkubációs kísérletsorozatot állítottunk be (Abd El Galil et al., 1993; Németh et al., 1993; Németh et al., 1994).

A kezelés kombinációkban a tetszőleges időpontok között történő ammónium- és nitrátkoncentráció-változás alapján nemcsak a nitrifikáció erősségére, hanem az adott időszakban lezajlott mineralizációra vagy immobilizációra is következtetni lehet.

A hat különböző területről származó talajmintával végzett féléves inkubációs kísérletsorozat eredményei azt mutatták, hogy a mineralizáció (a talaj

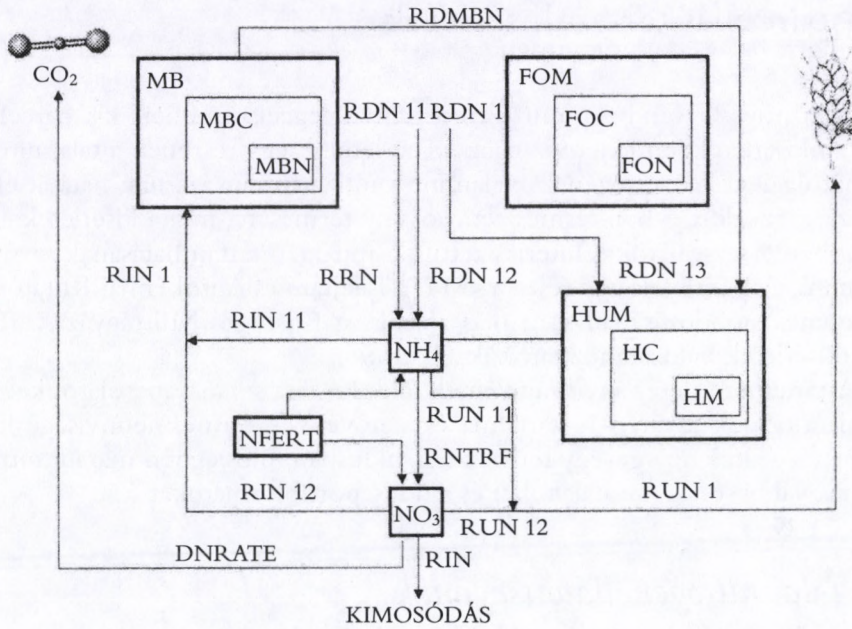
szerves anyagából) és a nitrifikáció (a mineralizáció során képződött és a műtrágyával adott ammóniumból) a maximális vízkapacitás (VKmax) 40%-áig nedvesített talajban indult be jelentősebben. A VKmax-ig nedvesített talajban a nitrátot nem sikerült kimutatni, a feltételek kedvezők voltak a denitrifikációhoz. A talajnedvesség-tartomány szárazabb részén a nitrát a kísérlet egész időtartama alatt képződött, míg a nedvesebb tartományban a 20–25. nap után már csökkent.

A talaj hőmérséklet-változásának hatására a talaj ammónium-N-tartalma gyorsan nitrifikálódott az egész hőmérséklet-tartományban, a 7. hét után gyakorlatilag már nem volt ammóniumformában kimutatható nitrogén a talajokban. A nitrát-N-tartalom minden kezelésben nőtt az inkubáció során, nagyobb mennyiségű nitrát a magasabb hőmérsékleti tartományban képződött.

A talaj-növény rendszer nitrogénforgalmának modellezése

Az inkubációs kísérletsorozat adatait szimulációs modell kialakításához is figyelembe vettük (Kovács et al., 1993; Kovács et al., 1994). A szimulációs modell az 2. ábrán bemutatott transzformációs folyamatokkal számol.

ahol FON	friss szerves anyag (növényi maradvány)
MBN	mikrobiálisan kötött N (élő mikroszervezetekben)
HUMN	humuszanyagok N-tartalma
HUMNL	humuszanyagok könnyen oldható N-tartalma
NH ₄	ammónium-N
NO ₃	nitrát-N
NFERT	műtrágyával adott N mennyisége
RDN	a friss szerves anyag (FON) lebomlásának aránya
RIN	az ásványi-N immobilizációjának aránya
RNTRF	a nitrifikáció mértéke
NUPTAK	növényi N-felvétel
RDMBN	a mikrobiálisan kötött N lebomlása
DNRATE	a denitrifikáció mértéke



A vizsgálatba vont kis parcellás kísérletek telephelyei (MTA TAKI, OMTK)

Kisparcellás tartamkísérletek

A talaj-növény rendszer nitrogénforgalmát legcélszerűbben kis parcellás tartamkísérletekben lehet vizsgálni. Kísérleteink egy részében a talaj nitrogénszolgáltató képességének, valamint a nitrogéntrágyázásnak hatását elemeztük az adott évben termesztett növény termésére, míg a kísérletek egy részében a vizsgálatokat kiterjesztettük a nitrogén tartamhatásának vizsgálatára is. A kísérletek egy része az MTA Talajtani és Agrokémiai Kutatóintézetének gondozásában van, más részük az Országos Műtrágyázási Tartamkísérletek hálózatához tartozik (3. ábra).

A tartamkísérletek eredményeinek feldolgozása során kapcsolatot kerestünk a talajok ásványi-N-tartalma és a növények termésmennyisége között, vizsgáltuk az egy-egy termesztési ciklusban fölöslegben maradt nitrogén további sorsát, az átalakulási és a transzportfolyamatokat.

A talaj nitrogénellátottságának és a friss nitrogéntrágyázás hatásának elemzése

A szabadföldi tartamkísérletet 1984 őszén az MTA Talajtani és Agrokémiai Kutatóintézete Órbottyáni és Nagyhorcsöki Kísérleti Telepein 4 N-adaggal (0, 150, 300 és 450 kg/ha /év) állítottuk be, latin négyzet elrendezésben, 4 ismétlésben.

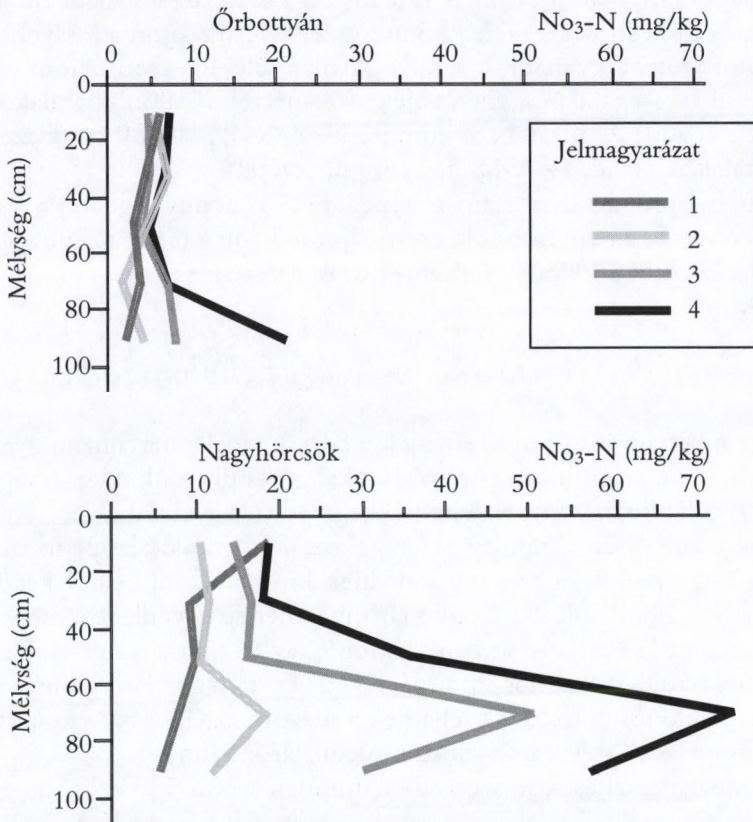
A növényi sorrend a következő volt: 1985: kukorica; 1986: kukorica; 1987: tavaszi árpa. Az így kezelt és előkészített kísérletet 1988-ban őszi káposztarepce jelzőnövényvel (Attila fajtajelölt) kalibráltuk. Az elővetemény – tavaszi árpa – betakarítását követő talajmintázás után szórtuk ki az őszi tervezett műtrágyaadagokat, a PK teljes mennyiségét, valamint a nitrogén felét Nagyhorcsökön és egyharmadát Órbottyánban.

Tavasszal, az őszi káposztarepce levélváltása előtt, a parcellákat – 10-10 pontminta egyesítésével – 1 m-ig 20 cm-es rétegenként újramintáztuk. Mértük a nitrát-N-tartalmat, majd a vizsgálati eredmények alapján a fejtrágya nitrogént már nem az éves adag fennmaradó részének, hanem már a főparcellák felosztásának megfelelően szórtuk ki, az alábbiak szerint: az eredeti 250 m²-es parcellákat (főparcellák) 50 m²-es parcellákra osztottuk, és a tavaszi nitrogénadagot 5 dózisszinten adtuk ki, 0, 50, 100, 150 és 200 kg N/ha-os hatóanyag-mennyiségeknek megfelelően. Így mindkét kísér-

leti helyen, eltérő talajtulajdonságok és ökológiai feltételek mellett 80–80 parcellán tudtuk mérni a talaj eltérő N-ellátottságának és a frissen kiadott műtrágyának hatását az őszi káposztarepce különböző növekedési-fejlődési és termesztési paramétereire.

Betakarításkor mértük a parcellánkénti termésmennyiséget, a magok olajtartamát, ezermag-tömegét, és számítottuk a hektáronkénti olajhozamot (Németh és Buzás, 1991a).

Az őszi káposztarepce betakarítása után visszatértünk az eredeti elrendezéshez, a 250 m²-es parcellákhoz, és a korábbiak szerint folytattuk az elkövetkező években a műtrágyázást. A növényi sorrend ekkor 1989: őszi búza, 1990 és 1991: kukorica voltak. 1992-ben megismételtük a kalibrációs



4. ábra

A nitrát-N mélységi eloszlása a felső 1 m-es talajszelvényben (Örbottyán, Nagyhorcsök)

kísérletet, az 1988. évihez hasonló módon, őszi búza jelzőnövényvel, majd az ezt követő negyedik évben (három év kukorica után), 1996-ban tavaszi árpával, 2000-ben pedig – hasonló három év kukorica után – sárgaréppával.

A kísérlet negyedik, nyolcadik, tizenkettedik és tizenhatodik évében a felső 100 cm-es talajréteg nitrát-N-tartalmát mértük. A vizsgálati eredmények azt mutatták, hogy mindkét talajféleségen különbségek alakultak ki a nitrát-N-tartalomban a kezelések között. A mintavételezéseket mind a négy alkalommal (1988, 1992, 1996 és 2000) tavasszal is megismételtük. A továbbiakban a terméseredményeket bemutató táblázatokban a főkezelések N kg/ha-os dózisa helyett az ebben a táblázatban szereplő nitrát-N-tartalmakat szerepeltetjük a N-ellátottsági szintek jellemzésére. A tavaszi mintavételkor a humuszos homoktalajon a kezelések között különbségeket már csak 50 cm alatt tudtunk kimutatni, a korábban főlegben maradt nitrogén döntő többsége ezen a könnyű szerkezetű talajon a mélyebb rétegekbe mosódott. Ugyanakkor a vályog fizikai féleségű csernozjom talajban már a felső 1 m-es talajrétegben is jelentős mértékű különbség alakult ki a kezelések között. A nitrát-N akkumulációs csúcsát a 40–80 cm közötti rétegben találtuk (4. ábra – 1988. tavaszi mintavétel).

Homoktalajon az őszi káposztarepce termésmennyisége 0,95 és 2,04 t/ha között, míg a nagyhőrcsöki csernozjomtalajon a repce termése 1,34 és 2,61 t/ha között változott (Németh–Buzás, 1991b).

Nitrogénmérleg, nitrát-N mélységi felhalmozódása

A különböző trágyázási rendszereknek a talajok tápelemtartalmára gyakorolt valós hatásáról tápelemmérleg-számításokkal győződhetünk meg. A tápelemmérlegek különböző szintűek lehetnek, egyrészt a figyelembe vett tényezők, valamint a különböző számítási és megközelítési módok alapján, másrészt aszerint, hogy mekkora térségre terjednek ki, és milyen célból készülnek. Kádár (1992) megállapította, hogy a tápanyagmérleg egyenlege a trágyaigény becslésére is szolgálhat, elsősorban az átfogó, távlati műtrágyaigények megállapításához nyújthat hasznos információkat. Az országos és regionális szintű elemzések különösen fontosak lehetnek a mezőgazdaságot irányítók számára a műtrágyagyártás, -tervezés, -elosztás meghatározásához.

A mérleg elkészítésekor alapvetően minden olyan tényezőt figyelembe kellene venni, melyek a talajok tápelemkészletének növekedését vagy csökkenését eredményezik. A mezőgazdaságilag hasznosított, művelt területeken a bevételi források legjelentősebbike az alkalmazott szerves és műtrágyák

mennyisége. A nitrogén tápelemmérlegét tekintve a levegő nitrogénjét megkötni képes növények termesztésénél ez a forrás is jelentős tétel lehet. További fontos, de nehezen számszerűsíthető bevételt jelentenek a szabadon élő baktériumok által megkötött tápelemmennyiségek, az atmoszférából száraz és nedves ülepedéssel a talajra jutó terhelés, a vetőmagok, növényvédő szerek elemtartalma és magából a talajból feltáradó tápanyagok. A kiadási oldalon is megkülönböztethetünk célzottan nagy tételt, ez a termesztett növények által kivont tápelemmennyiség. A környezeti feltételektől függően különböző mértékű veszteséget az erózió, a volatilizáció, a kimosódás és a denitrifikáció okozhat. A kiadás oldalon is szerepel a talajban magában végbemenő, helyváltoztatás nélküli átalakulási folyamat, a fixáció (ez utóbbi is lehet élő anyaghoz és élettelen anyaghoz kötött).

A tápelemmérlegek felállítása jó eszköz a tápanyagforgalmi rendszerek megítélésére, például arra, hogy talajzsaroló vagy feltöltő trágyázási szakasz történik-e, illetve történt-e a vizsgálat időszakában.

A bevétel és a kiadás tételeinek összevetéséből határozható meg a mérleg egyenlege, ez százalékosan is kifejezhető a bevétel és kiadás %-ában (intenzitás-%), ez a viszonyszám azt jelzi, hogy az adott (táp)elem forgalmában milyen mértékű a talaj gazdagodása, illetve elszegényedése. Pozitív mérleg esetén értelemszerűen az intenzitás 100-on felüli.

Bármely növénytermesztési rendszerben a talaj-növény kapcsolat nitrogénforgalmában az általános tömeg-mérleg elv térben és időben érvényes:

$$N_{\text{inputs}} - N_{\text{outputs}} = dN$$

ahol

N_{inputs} = az adott időegység alatt az adott területre érkező N mennyisége

N_{outputs} = az adott időegység alatt a területről eltávozott N mennyisége

dN = változás a talaj N-tartalmában.

Az input és output tételek nevesíthetők is, ebben az esetben a fenti egyenlet így módosul:

$$N_f + N_{\text{atm}} + N_{\text{ö}} - N_t - N_e - N_k - N_g = dN_{\text{sz}} + dN_{\text{min}}$$

ahol

N_f = a (mű)trágyával adott N mennyisége

N_{atm} = a légkörből származó N mennyisége

$N_{\text{ö}}$ = az öntözővíz N-tartalma

N_t = a terméssel elszállított N mennyisége

N_e = erózióval (és felszíni elfolyással) távozott N

N_k = kimosódással távozott N

N_g = gáz alakú N-veszteség

dN_{sz} = a talaj szerves-N-tartalmának változása a vizsgált időtartam alatt

dN_{min} = a talaj ásványi-N-tartalmának változása a vizsgált időtartam alatt

A nitrogénmérleg-számítás eredménye azt mutatja (1. táblázat), hogy mindhárom alkalommal a 100 kg N/ha/év adagban trágyázott parcellák N-mérlege még negatív, átlagosan 500–600 kg-mal (a 11. év után -546, a 12. után -604, a 17. után -477). A két nagyobb adagban trágyázott parcellán a kijuttatott N-műtrágya mennyisége már meghaladta a termesztett növények igényét, a mérlegek pozitívak, az $N_2P_2K_2$ parcellákon évi 64 kg/ha-ral, míg az $N_3P_3K_3$ parcellákon évi 154 kg/ha-ral.

A számításokból az is kitűnt, hogy a mérlegek az utóbbi öt évben erőteljesebben pozitívvá váltak, ennek egyik oka az, hogy az ezekben az években a kísérletben termesztett növényeknek (sörárpa, olajlen, szója, rostkender és borsó) a nitrogénigénye kisebb, ez alacsonyabb termésátlagok elérését és kevesebb nitrogén felvételét jelentette.

A kísérlet első 12 évében például az évi 300 kg N/ha/év adagban trágyázott parcellákon évente átlagosan 170 kg nitrogént, míg a kísérlet utóbbi 5 évében átlagosan csak 86 kg nitrogént vettek föl a növények hektáronként. Ez is közrejátszott abban, hogy míg a kísérlet első 12 éve után ezeknek a parcelláknak a 0–6 m-es talajszelvényében (a kontrollszelvényekben mért nitrát-N-tartalom levonása után) átlagosan évi 122 kg nitrát-N-gyapardodás volt hektáronként, addig az utóbbi öt év átlagában ez 229 kg N/év mennyiségre nőtt.

Az egyenlegek kiszámítása után itt is a kontrollparcellákon fölvelt N-mennyiségekhez viszonyítottunk (különbség a kontrollhoz). Ennek eredményeképpen a mérlegek jelentősebben pozitívvá váltak, nemcsak a két nagy adagú kezelésben, hanem már a korábban negatív mérlegű, 100 kg N/ha/év adagban trágyázott parcellákon is.

Irodalom

- Abd El Galil A., Radimsky L., Baczó Gy. and Németh T. (1993): Study of the ammonium-N content of Hungarian and Egyptian alluvial soils during incubation. *Proc. 1st Egyptian-Hungarian Conference on Environment, St. Catherine, Sinai, Egypt*, pp. 198–201.
- Addiscott, T. M. (1983): Kinetics and temperature relationships of mineralization and nitrification in Rothamsted soils with differing histories. *J. Soil Science*, 34:343–353.

- Aszály, 1983 (Kutatási jelentés.) Szerk.: Baráth Csabáné, Győrffy Béla, Harnos Zsolt. Budapest, 1993, 174 p.
- Ballenegger R. és Di Gléria J. (1962): *Talaj- és trágyavizsgáló módszerek*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Biczók, Gy., Tolner L. and Simán Gy. (1993–1994): Method for the determination and interpretation of multivariate response function. *Bull. of the Univ. of Agric. Sci., Gödöllő*, pp. 5–15.
- Bremner, J. M. (1967): Nitrogenous compounds. In McLaren, A. D. and Peterson, G. H. (eds): *Soil Biochemistry*, pp. 19–66. Marcel Dekker, Inc., New York
- Bremner, J. M. and Keeney, D. R. (1966): Determination and isotope-ratio analysis of different forms of nitrogen in soils. 3. Exchangeable ammonium, nitrate and nitrite by extraction distillation methods. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 30:577–582.
- Cselőtei L. és Harnos Zs. (szerk.) (1994): *Éghajlat, időjárás, aszály. Az időjárás változékonysága és hidrológiai vonatkozásai*. Kertészeti és Élelmiszeripari Egyetem, Budapest
- Dendooven, L., Vestraeten, L. M. J. and Vlassak, K. (1987): Temperature and N-mineralization. In Nielsen, N. E. (ed.): *Proc. 3rd Meeting for Assessment of N-Fertilizer Requirement, 23–26 June 1987, Tine, Denmark*. Dep. Soil, Water and Plant Nutr., The Royal Veter. and Agric. Univ., Copenhagen, Denmark, pp. 3–13.
- Filep Gy. és Tóthné Bíró Á. (1980a): Hazai talajok mineralizálható N-készletének és N-szolgáltatásának mérése és számítása. *Agrokémia és Talajtan*, 29:229–244.
- Filep Gy. és Tóthné Bíró Á. (1980b): A talaj mineralizálható N-tartalmának gyors meghatározása. *Agrokémia és Talajtan*, 29:245–250.
- Hargitai L. (1960): *A humuszban levő nitrogén szerepe a talajok nitrogén-gazdálkodásában*. Keszthelyi Mg. Akadémia Kiadványai, No. 4., Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Hargitai L. (1961): *Gyors vizsgálati módszer humuszanyagok minőségének elbírálására. Kutatási eredmények a gyakorlatnak*. Keszthelyi Mg. Akadémia Kiadványai, Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Hargitai L. (1983): *Természetes állapotú, művelt és mesterséges talajok szervesanyag-gazdálkodása*. Doktori értekezés, MTA, Budapest
- Heltai, Gy., Kecskés, M., Nótás, E. and Timári, S. (1991): Transformation of $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$ fertilizer in brown forest soil. In *Stable isotopes in plant nutrition, soil fertility and environmental studies. Proc. of a Symposium Vienna, 1–5 October, 1990*. IAEA, Vienna, pp. 341–344.
- Kádár I. (1992): *A növénytáplálás alapelvei és módszerei*. MTA TAKI, Budapest
- Kádár I. és Németh T. (1993): Nitrát bemosódásának vizsgálata műtrágyázási tartamkísérletben. *Növénytermelés*, 42:331–338.
- Keeney, D. R. (1965): *Identification and estimation of readily mineralizable nitrogen in soils*. PhD Thesis, Iowa State University, IO, US.
- Keeney, D. R. (1982): Nitrogen-availability indices. In *Methods of soil analysis. Part 2. Chemical and microbiological Properties*. Ed.: Page, A. L. pp. 711–733. Am. Soc. Agron., Madison, Wisconsin, US.

- Keeney, D. R. and Bremner, J. M. (1966a): Characterization of mineralizable nitrogen in soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 30:714–719.
- Keeney, D. R. and Bremner, J. M. (1966b): Comparison and evaluation of laboratory methods of obtaining an index of soil nitrogen. *Agron. J.*, 58:498–503.
- Keeney, D. R. and Bremner, J. M. (1966c): A chemical index of soil nitrogen availability. *Nature*, 211:892–893.
- Kovács, G., Németh, T. and Radimsky, L. (1993): Nitrogen transformation in the soil: computer simulation of the processes. In XXXV. *Georgikon Napok Keszthely*, pp. 275–280. Pannon ATE, Keszthely
- Kovács G., Németh T. Radimsky L. and Szili-Kovács, T. (1994): Modeling of nitrogen transformation in soils treated with large amounts of organic materials. *Annales Geophysicae*, Part II. Supplement II to Volume 12., p. 470.
- Kowalenko, G. G. and Cameron, D. R. (1976): Nitrogen transformation in an incubated soil as affected by combinations of moisture content and temperature and adsorption-fixation of ammonium. *Can. J. Soil Sci.*, 56:63–70.
- Latkovics Gy-né (1974): Nitrogén műtrágyák hatásának vizsgálata ^{15}N indikációval szikes talajon. *Agrokémia és Talajtan*, 23:11–20.
- Latkovics Gy-né (1979): A N-műtrágya transzformációjának és a szerves N mineralizációjának tanulmányozása ^{15}N stabil izotópjelzéssel. I. Csernozjom jellegű barna erdőtalajon a N-formák átalakulása modellkísérletben. *Agrokémia és Talajtan*, 28:473–486.
- Latkovics Gy-né (1981): A N-műtrágya transzformációjának és a szerves N mineralizációjának tanulmányozása ^{15}N stabil izotópjelzéssel. II. A N-formák átalakulása karbonátos és savanyú homoktalajon. *Agrokémia és Talajtan*, 30:3–15.
- Latkovics Gy-né (1982a): *A nitrogén átalakulása és mozgása a talajban*. Doktori értekezés, MTA Könyvtára, Budapest.
- Latkovics Gy-né (1982b): Nitrogénműtrágyák átalakulási folyamatainak tanulmányozása modellkísérletben. *Agrokémia és Talajtan*, 31:37–46.
- Latkovics Gy-né és Fülek Gy. (1995): ^{15}N izotóppal jelzett ammónium-nitrát transzformációja réti talajon. *Agrokémia és Talajtan*, 44:61–70.
- Németh T. (1995): Gondolatok a tápanyaggazdálkodásról a fenntartható mezőgazdasági fejlődés tükrében. XXXVII. *Georgikon Napok, Keszthely*, I. kötet, pp. 101–109., PANNON ATE, Keszthely
- Németh T. és Buzás I. (1991a): Nitrogéntrágyázási tartamkísérlet humuszos homok- és mészlepedékes csernozjom talajon. *Agrokémia és Talajtan*, 40:399–408.
- Németh T. és Buzás I. (1991b): Kalibrációs N-trágyázási kísérlet őszi káposztarepce jelzőnövényen. *Agrokémia és Talajtan*, 40:409–418.
- Németh, T. and Szebeni, I. (1987): Mineralized soil nitrogen from a long-term, four-step-nitrogen trial. In Szegi J. (ed.): *Proc. of the 9th Int. Symp. on Soil Biol. and Conserv. of the Biosphere*. Volume 1. 53–59. Akadémia Kiadó, Budapest
- Németh, T. and Várallyay, Gy. (1993): Agriculture. Chapter 3. Environmental programme for the Danube River Basin. *National Review*, Phase II., Volume 2., pp. 11–30. Ministry for Environment and Regional Policy, Hungary

- Németh T., Kovács G. and Kádár I. (1987–1988): A nitrát-, szulfát- és a sóbemosódás vizsgálata műtrágyázási tartamkísérletben. *Agrokémia és Talajtan*, 36–37:109–126.
- Sarkadi J. (1957): Adatok a talajok szervesanyagáról. I. Talajok és humuszkivonatok szerves C tartalmának meghatározásához. *Agrokémia és Talajtan*, 6:311–320.
- Sarkadi J. (1975): *A műtrágyaigény becslésének módszerei*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Stanford, G. (1982): Assessment of soil nitrogen availability. In *Nitrogen in Agricultural soils*. (Ed.: Stevenson, F. J.) Chapter 17., pp. 651–658. Agronomy, No. 22., Madison, Wisconsin, USA.
- Stanford, G. and Smith, S. J. (1972): Nitrogen mineralization potentials of soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, 36:465–472.
- Stanford, G. and Smith, S. J. (1978): Oxidative release of potentially mineralizable soil nitrogen by acid permanganate extraction. *Soil Sci*, 126:210–218.
- Stefanovits P. (1975): *Talajtan*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Stefanovits P. (szerk.) (1977): *Talajvédelem, környezetvédelem*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
- Stefanovits, P. (1984): Agricultural production and the environment. *Ambio*, 13:97–100.
- Stefanovits, P., Várallyay Gy. és Németh T. (2001): Talajtan és agrokémia. Korszakváltások és kihívások a magyar agrártudományokban. In *Közygyűlési előadások 2000*. (Szerk. Glatz F. et al.) II. kötet, MTA, Budapest, 657–663.
- Várallyay, Gy. id. (1937): Veränderungen im Ammoniak- und Nitrat-Gehalt des Bodens. *Bodenk. und Pfl. Ernähr*, 2:192.
- Várallyay Gy. id. (1943): Változások a talaj reakció- és táplálóanyagállapotában. *Kísér. Közl.*, 46:254.
- Várallyay Gy. id. és Keresztény B. (1952): Különbségek és biológiai változások a talaj könnyen oldható táplálóanyag-tartalmában. *Agrokémia és Talajtan*, 1:401–420.
- Várallyay, Gy. (1989): Soil degradation processes and their control in Hungary. *Land Degradation and Rehabilitation*, 1:171–188.
- Várallyay, Gy. (1990): Soil quality and land use. Chapter 3. In *State of the Hungarian Environment*. Eds.: Hinrickson, D. and Enyedy Gy., pp. 91–123. Hung. Acad. Sci., Ministry for Environm. and Water Mngmt., Central Stat. Office, Budapest.
- Várallyay, Gy. (1994): Soil Management and environmental relationships in Central and Eastern Europe. In *Transactions. 15th World Congress of Soil Science. 10–16 July, 1994, Acapulco, Mexico*. Volume 7a, pp. 34–58. International Soc. of Soil Science
- Várallyay Gy. és Németh T. (1995): A fenntartható mezőgazdaság talajtani-agrokémiai alapjai. MTA Agrártudományok Osztálya, Budapest, pp. 80–92.

Schmidt János

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

A SZARVASMARHÁK ENERGIA-, FEHÉRJE- ÉS AMINO- SAV-ELLÁTÁSÁNAK JAVÍTÁSA

Elhangzott 2001. november 21-én

A kérődzők takarmányozása abban különbözik alapvetően a monogasztrikus állatok táplálásától, hogy amíg a monogasztrikus állatok az életfenntartásukhoz és termelésükhöz szükséges táplálóanyagokat közvetlenül az elfogyasztott takarmányból nyerik, addig a kérődzők az előgyomrokból – elsősorban a bendőben – zajló mikrobás fermentáció közbeiktatásával jutnak a számukra szükséges táplálóanyagokhoz. A bendőben a mikrobiális lebontó- és szintézisfolyamatok eredményeként a takarmány táplálóanyagai jelentős mértékben átalakulnak, aminek következtében a gazdaállat számára egy egészen más kémiai összetételű táplálóanyag-készlet áll rendelkezésre, mint ami az elfogyasztott takarmányra jellemző volt. Ez a lebomlás és átépülés a takarmány szerves anyagainak átlagosan 70-75%-át érinti. E folyamatok eredményeként pl. egy 650 kg testtömegű, naponta 19-21 kg szárazanyagot fogyasztó tehén bendőjében 5-6 kg illó zsírsav (ecetsav, propionsav, i- és n-vajsav, i- és n-valeriánsav stb.), továbbá 1900-2000 g mikrobafehérje keletkezik, mely anyagok a gazdaállat energiaszükségletének 70-80%-át, fehérjeigényének pedig legalább 55%-át fedezik.

Egészen addig, amíg a tehének tejtermelése csak néhány ezer liter tej volt, a bendőben élő mikrobiális ökoszisztéma kielégítő mennyiségű táplálóanyaggal (energia, fehérje, vitaminok) látta el a tehenet. A tejtermelés növekedése, illetve ebből eredően a tehének megnövekedett abrakfogyasztása

következtében azonban a nagy tejtermelésű állományokban – főleg a laktáció első időszakában – gyakran sérül a bendő mikrobiális ökoszisztémája. Ennek megelőzésére, de legalábbis az ebből következő anyagforgalmi zavarok mérséklésére jó eredménnyel használhatók a bendőben nem vagy csak kismértékben lebomló bypass energia-, fehérje- és aminosav-készítmények.

A nagy tejtermelésű tehenek energiamérlege a laktáció első harmadában a tejtermelés és a takarmányfelvétel növekedése közötti aszinkron következtében rendszeresen negatív. A hiány naponta akár 25–30 MJ NE₁ is lehet. Amennyiben az energiahány nem mérsékelhető érdemben, az nemcsak a tejtermelést csökkenti, hanem anyagforgalmi zavarok (pl. ketózis) kialakulásához vezet. A hiány nem csökkenthető egyedül az abrakadag emelésével, mert az a takarmányadag strukturális hatékonyságának romlása következtében kedvezőtlen hatású a bendőfermentációra (csökken a nyersrost bendőbeli lebomlása, mérséklődik a mikroba-fehérjeszintézis).

Az energiahány csökkentésére, a tehenek testtömegvesztésének mérséklésére jó eredménnyel használhatók fel a nagy energiakoncentrációjú zsírok. Ugyanakkor normál zsírok, illetve olajok nagyobb mennyiségben nem etethetők a kérődzőkkel, mert káros hatásúak a bendőfermentációra. Ezt a hatásukat azáltal fejtik ki, hogy a takarmány részecskéit vékony, filmszerű réteggel vonják be, csökkentve ezzel a szerves anyagok mikrobás bontását a bendőben. Káros hatásúak a zsírok azáltal is – különösen, ha sok telítetlen zsírsavat tartalmaznak –, hogy a telítetlen zsírsavak mérsékelik a mikrobák szaporodását.

A zsírok említett káros hatásai kiküszöbölhetők, illetve jelentősen csökkenthetők, ha azokat olyan kémiai formában etetjük, melyek nem bomlanak le a bendőben, illetve testhőmérsékleten nem olvadnak meg olyan mértékben, hogy az említett filmszerű zsírréteg a takarmányrészecskék köré kialakulhatna. Ez elérhető, ha a zsírokat Ca-szappanná alakítjuk, vagy ha hidrogénezés útján telítjük, és ezzel keményítjük. A Ca-szappanok a bendőfolyadékra jellemző pH-viszonyok (pH 6,4–6,8) közepette nem disszociálnak, következésképpen a bendőmikrobák a Ca-szappan zsírját nem tudják hidrolizálni, illetve telíteni, és nem képesek a szappanok az említett filmszerű bevonóhatás kifejtésére sem. A hidrogénezett zsírok esetében az olvadáspont növekedése miatt nem következik be ez utóbbi hatás.

A növényolajipar egyik melléktermékéből, a hidegszűrési maradékból, amelynek olajtartalma eléri a 65–70%-ot, speciális eljárással jó bendőbeli stabilitású Ca-szappant állítottunk elő, melynek bendőbeli lebonthatósága intenzív takarmányozás esetén ($k_r = 8\%$) is mindössze 19,5%. Amikor ebből a termékből 770 g-ot etettünk, a kísérleti állatok naponta 463 g olajhoz ju-

tottak, ami szárazanyag-fogyasztásuk 7%-át tette ki. A jelentősnek mondható zsíradag nem zavarta meg a bendőfermentációt. Amíg ugyanilyen mennyiségű normál napraforgóolaj csökkentette a bendőben az ecetsavtermelést, szűkítette az ecetsav-propionsav arányt, mérsékelte a bendőmikrobák aktivitását, addig a Ca-szappan formában elfogyasztott olaj semmilyen tekintetben nem volt káros a bendőmikrobák működésére (1 táblázat).

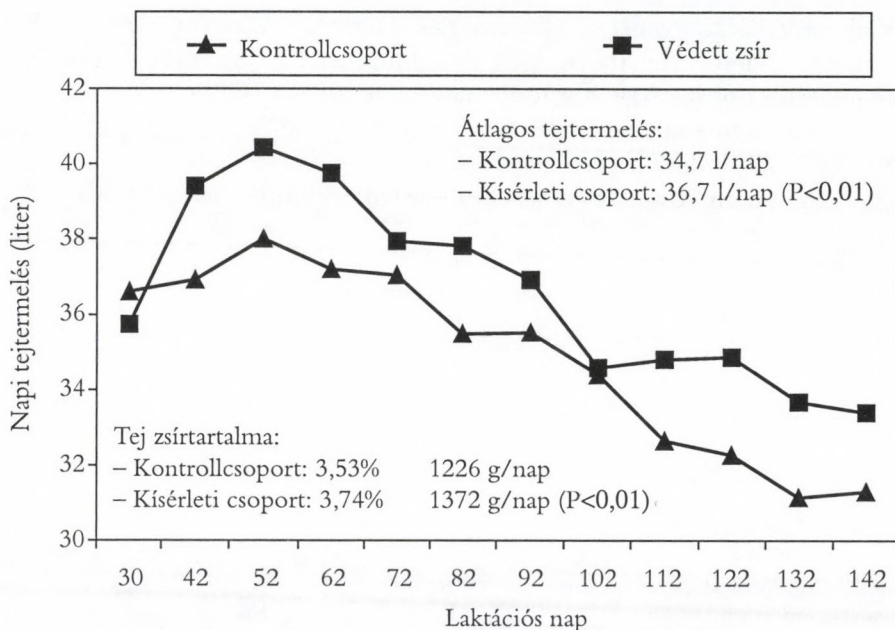
1. táblázat
Zsírkiegészítés hatása a bendőfermentációra

Paraméter	Kontroll- szakasz	7% normál zsír etetésekör	7% védett zsír etetésekör
A bendőfolyadékban:			
Ecetsav (mmol/l)	68,3	56,6	69,9
Propionsav (mmol/l)	27,0	31,1	25,6
Ecetsav/propionsav	2,5	1,8	2,7
i-vajsav (mmol/l)	1,5	0,8	1,1
n-vajsav (mmol/l)	16,8	12,4	13,7
i-valeriánsav (mmol/l)	1,7	1,3	1,8
n-valeriánsav (mmol/l)	2,0	1,5	2,0
Nitritredukció, perc:			
0,5 ml KNO ₂	3,36	4,67	4,08
0,7 ml KNO ₂	6,25	7,67	6,44
Nyersrost-emészthetőség (%)	55,55	50,45	55,14
Mikrobafehérje-termelés (g/nap)	732,6	671,3	723,7

Az energiamérleg kiegyensúlyozása kedvező hatású a tejtermelésre. A tejnövekmény az energiahiány nagyságától függően tehenenként napi 1,0–2,5 liter között változik. Az említett Ca-szappannal végzett üzemi kísérletünkben a laktáció 30., és 142. napja között napi 480 g zsírt tartalmazó védettzsír-kiegészítés hatására átlagosan napi 2,0 literrel ($P < 0,01$) növekedett a tehenek tejtermelése (1. ábra).

A tejtermelés növekedésén túl a zsírkiegészítés egyéb előnyökkel is jár. Az energiaellátás javulása mérsékeli a tehenek testtömegvesztését. A kisebb zsírbontás eredményeként csökken a vérplazma ketonanyag-tartalma, ami mérsékeli a máj terhelését.

Az említett üzemi kísérletekben a zsírkiegészítésben részesült kísérleti csoport tehenei a kísérlet első 10 hetében csak 32,5 kg-ot veszítettek testtömegükből, míg a kontrollcsoport állatainak testtömegvesztése ugyanazon időszakban 50,4 kg volt. A kisebb zsírbontás eredményeként a kísér-



1. ábra

Védettzsír-etetés hatása a tej- és tejszírtelés alakulására

leti csoportban a vérplazma acetecetsav-tartalma a kontrollcsoportéhoz képest 0,024 mmol/l értékkel, (0,129 mmol/l-ről 0,105 mmol/l-re), β -hidroxi-vajsav-tartalma pedig 0,23 mmol/l értékkel (0,897 mmol/l-ről 0,667 mmol/l-re) csökkent.

A jobb energiaellátás eredményeként a testtömegveszteség nemcsak kisebb, hanem a csökkenés időszaka is rövidebb, ami kedvező hatású a szaporodási eredményekre, nevezetesen rövidül az acikliás periódus, a tehenek korábban termékenyülnek, csökken a két ellés között eltelt napok száma. Kísérletünkben az ellést követő acikliás periódus hossza 16 nappal ($P < 0,01$), az újrvemhesüléshez szükséges időintervallum pedig ugyancsak szignifikánsan, 29 nappal ($P < 0,05$) csökkent.

A felsorolt előnyök azonban csak jó bendőbeli stabilitású védett zsír etetésekor realizálódnak. A gyenge védettségű zsírok esetében ugyanazok a negatív hatások lépnek fel – legfőlegben intenzitásuk gyengébb –, mint normál zsírok etetésekor. Amennyiben a gyenge stabilitású védett zsír sok linol-, illetve linolénsavat tartalmaz, a zsír hidrolízisét követő telítődési és izomerizálódási

folyamatok során jelentős mennyiségű transz $C_{18:1}$ zsírsav keletkezik, ami számottevő mértékben csökkenti a tej zsírtartalmát.

Védett zsír etetésekor, a védett zsírkészítmény előállításához felhasznált zsírforrás helyes megválasztásával – különböző zsírsav-összetételű zsírok, illetve olajok kombinálásával – lehetőség van a tejzsír, illetve a vaj zsírsav-összetételének a humán igények szempontjából előnyös megváltoztatására. Erre az ad lehetőséget, hogy a felszívódást követően a zsírsavak egy része a nyirokáram útján a máj megkerülésével jut el a tüdő mirigyhámsejtjeibe. A jó bendőbeli stabilitással bíró napraforgóolaj-alapú védett zsírral növelhető a tejzsír, illetve a vaj olajsav- ($C_{18:1}$), valamint linolsav- ($C_{18:2}$) tartalma, ezzel a telítetlen zsírsavak részaránya. A 2. táblázat adatai azt igazolják, hogy a napraforgóolajból készült Ca-szappan etetésekor a tejzsír zsírsavösszetétele közelebb kerül a humán zsírsavigényhez. A lenolajalapú Ca-szappannal a tej linolénsav- ($C_{18:3}$) tartalma növelhető meg jelentősen, míg a halolajból készült Ca-szappan etetésekor eikozapentaensavat (EPA – $C_{20:5}$) és dokozahe-
xaensavat (DHA – $C_{22:6}$) is tartalmaz a tejzsír.

2. táblázat

Napraforgóolaj-alapú védettzsír-kiegészítés hatása a tejzsír zsírsavösszetételére

Zsírsav	M.e.	Kontrollcsoport	Védett zsíros csoport
Kaprinsav ($C_{10:0}$)	%	$2,68 \pm 0,47^a$	$1,37 \pm 0,19^b$
Laurinsav ($C_{12:0}$)	%	$3,77 \pm 0,56^a$	$1,80 \pm 0,22^b$
Mirisztinsav ($C_{14:0}$)	%	$12,30 \pm 1,22^a$	$7,82 \pm 0,88^b$
Pentadekánsav ($C_{15:0}$)	%	$2,34 \pm 0,42^a$	$0,99 \pm 0,47^b$
Palmitinsav ($C_{16:0}$)	%	$31,85 \pm 5,44^a$	$19,80 \pm 2,33^b$
Palmitoleinsav ($C_{16:1}$)	%	$1,73 \pm 0,49^a$	$1,79 \pm 0,27^b$
Sztearinsav ($C_{18:0}$)	%	$10,57 \pm 2,18^a$	$13,79 \pm 1,20^b$
Olajsav ($C_{18:1}$)	%	$24,01 \pm 3,50^a$	$39,83 \pm 2,50^b$
Linolsav ($C_{18:2}$)	%	$1,06 \pm 0,55^a$	$1,62 \pm 0,26^b$
Linolénsav ($C_{18:3}$)	%	$0,31 \pm 0,10^a$	$0,32 \pm 0,09^b$
C_4 – C_8	%	$8,52 \pm 0,95^a$	$8,51 \pm 0,86^b$
Egyéb zsírsavak	%	$0,86 \pm 0,32^a$	$2,36 \pm 0,42^b$
Telített összesen	%	72,03	54,08
Telítetlen összesen	%	27,11	43,56

Megjegyzés: a különböző betűkkel jelzett értékek szignifikánsan különböznek egymástól.

A telítetlen zsírsavak részarányának növekedése kedvezően befolyásolja a tejzsír humán táplálkozási értékét. Különösen igaz ez a többszörösen telítetlen zsírsavakra (PUFA) vonatkozóan. A linolsav, továbbá a szervezetben

belőle képződő arachidonsav ($C_{20:4}$), valamint a linolénsav metabolizmusa során a szervezetben keletkező EPA és DHA, beépülve a foszfolipidekbe, fontos szerepet töltenek be a sejtmembránok működésében, de ismert az a hatás is, amelyet az EPA és a DHA a kardiovaszkuláris betegségek megelőzésében kifejt.

A linolsav, illetve a linolénsav azért is fontosak táplálkozásunkban, mert prekursorai a különböző élettani folyamatokat szabályozó eikozanoidoknak (tromboxánok, prosztaciklinek, lenkotriének stb.).

Ismert, hogy a hazai népesség PUFA-ellátottsága – főleg az n-3 csoportba tartozó zsírsavak tekintetében – hiányos, ezért a tej zsírsavösszetételének takarmányozás útján történő módosítása a humán táplálkozás szempontjából is perspektivikus lehetőséget jelent.

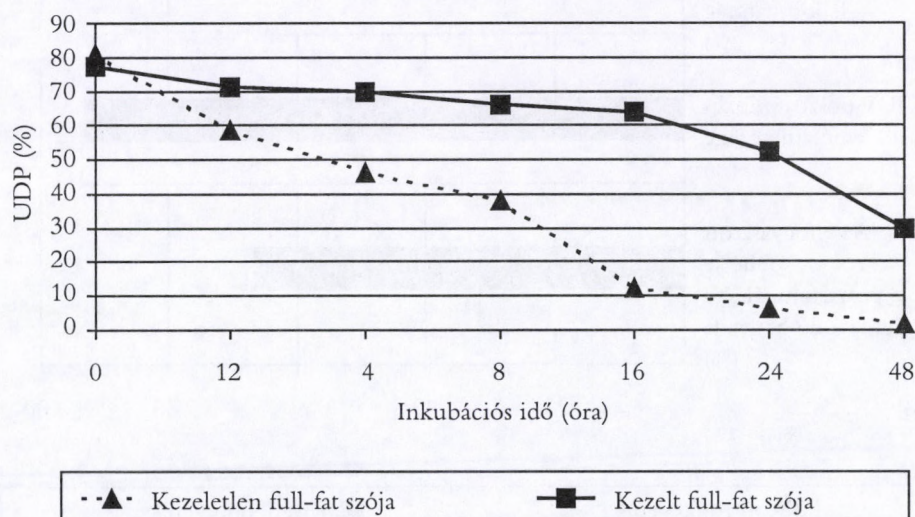
A nagy tejtermelésű tehenek esetében a laktáció kezdetén nemcsak az energia-, hanem a fehérje-, illetve aminosav-szükségletet is nehéz fedezni. Ennek az az oka, hogy a tehenek folyamatosan növekvő fehérjeszükséglete nem elégíthető ki egyszerűen csak a takarmányadag fehérjekoncentrációjának növelésével, mert az egy meghatározott fehérjeszint felett rontja a szaporodási eredményeket. Ez arra vezethető vissza, hogy a takarmányadag fehérjetartalmának növekedése – főleg, ha a fehérjének nagy a bendőbeli lebonthatósága – megnöveli a bendőfolyadék NH_3 -koncentrációját, ami viszont a vérplazma karbamidtartalmának emelkedését és ezzel a terméknövelési eredmények romlását idézi elő.

A megoldást az jelenti, hogy a tejtermelés növekedésével arányosan csökkentjük az etetett takarmányadag fehérjéjének bendőbeli lebonthatóságát. Ez olyan takarmányok etetésével valósítható meg, amelyeknek nagy a fehérjetartalmuk, de fehérjéjük bendőbeli degradabilitása jelentősen kisebb a fehérje átlagos (70%) bendőbeli lebonthatóságánál (bypass fehérjék). Tekintettel arra, hogy ilyen fehérjeforrás csak kevés van, kiterjedt kutatómunka indult meg olyan eljárások kialakítására, amelyekkel érdemben lehet csökkenteni a nagy fehérjetartalmú takarmányok fehérjéjének bendőbeli lebomlását. Különösen azt követően váltak aktuálissá ezek a kutatási törekvések, hogy – a BSE terjedését megakadályozandó – az állati eredetű fehérjetakarmányokat (a halliszt kivételével) nem szabad kérődzőkkel etetni.

Az eljárások egy része hőkezeléssel (extrudálás, expandálás, lapkázás stb.), míg más módszerek különféle kémiai anyagokkal (formaldehid, glikoxál, glutaraldehid, tannin, különböző alkoholok stb.) végzett kezeléssel mérsékelik a fehérjék degradációját a bendőben.

A kémiai, valamint a hőkezelés kombinálásával sikerült egy olyan eljárást kifejlesztenünk, amelynek segítségével mind a full-fat szójadara, mind

pedig az extrahált szójadara fehérjéjének a bendőbeli degradabilitása jelentős mértékben (66%-ról 37%-ra) csökkenthető (2. ábra).

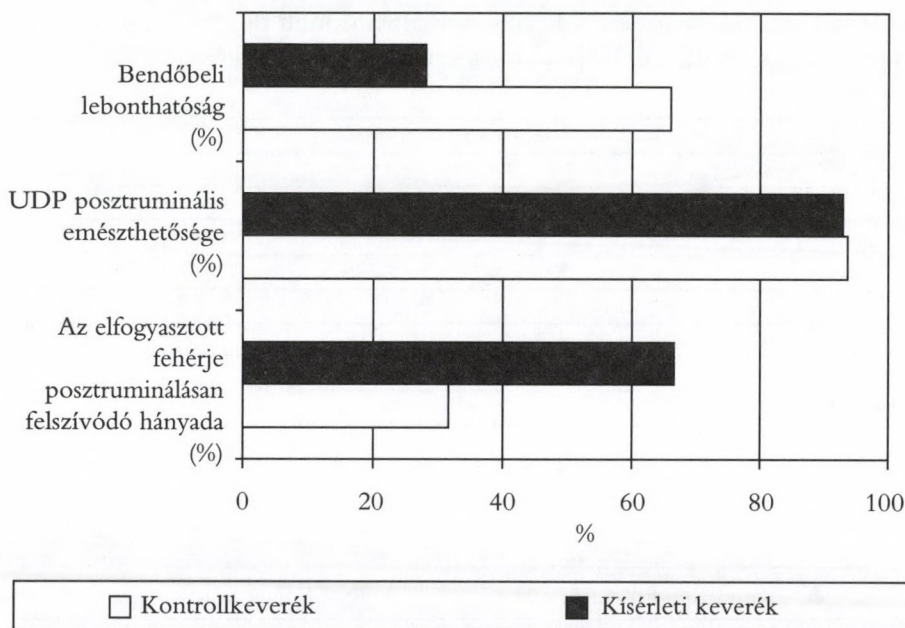


2. ábra

Kombinált (kémiai és fizikai) kezelés hatása a full-fat szója fehérjéjének bendőbeli lebonthatóságára

Aktuális:	Kezeletlen full-fat szója	Kezelt full-fat szója
RDP (%)	66,63	36,97
UDP (%)	33,37	63,03

A különböző kezelési eljárásokkal előállított védettfehérje-készítmények takarmányozási értékének vizsgálatakor a fehérje bendőbeli lebonthatósága mellett a fehérje posztruminális emészthetőségére is tekintettel kell lenni. Jó eljárásnak csak az minősíthető, ami a fehérje bendőbeli lebonthatóságát jelentősen csökkenti, miközben a fehérje posztruminális emészthetősége nem vagy csak kismértékben romlik. Az általunk kifejlesztett eljárás ez utóbbi tekintetben is kedvezően ítéltető meg, mert a fehérje posztruminális emészthetősége az eljárás során gyakorlatilag annak ellenére is változatlan marad, hogy a fehérje bendőbeli lebonthatósága a kezelés hatására lényegesen csökken. Ennek köszönhető, hogy a kezelt takarmányfehérjének 66,7%-a szívódik fel posztruminálisan, míg a kezeletlen szója esetében ez a hányad csak 31,7% (3. ábra).



3. ábra

Kombinált (kémiai és fizikai) kezelés hatása a full-fat szója és extrahált szójadara-keverék fehérjéjének bendőbeli és posztruminális lebonthatóságára

Fontos szempont, hogy a védettfehérje-készítményeknek kedvező legyen az aminosav-összetétele, hiszen a bypass-hányad aminosav-tartalmát nem módosítja a bendőfermentáció. Tekintettel arra, hogy a mikrobaféherje kevés metionint tartalmaz, kedvező hatású, ha a védettfehérje-készítményben metioninban gazdag komponens (pl. kukoricaglutén) is található.

Védettfehérje-készítmények etetésekor a készítmény bendőbeli stabilitásától, posztruminális emészthetőségétől, továbbá aminosav-összetételétől függően a tehenek fehérje-, illetve aminosav-ellátásának javulása folytán 0,5–2,0 literrel nő az állatok napi tejtermelése, és legtöbbször növekszik a tejjel termelt fehérje mennyisége is. Az említett védettfehérje-készítménnyel végzett üzemi kísérletben a kontrollcsoport állataihoz képest 1,9 literrel (37,4 literrel 39,3 literre – $P < 0,01$) nőtt a kísérleti csoport teheneinek napi tejtermelése, és ugyancsak szignifikánsan 79 g-mal ($P < 0,01$) nagyobb volt a kísérleti állatok napi tejfehérje-termelése is.

Védett fehérje etetésekor csökken a bendőfolyadék NH_3 -tartalma, ami azzal jár, hogy alacsonyabb lesz a vérplazma karbamidkoncentrációja is.

Több külföldi kísérlet eredménye igazolja, hogy ez utóbbi tény kedvező hatását a szaporodási eredményekre. Kísérletünkben a védett fehérjét fogyasztó tehenek vérplazmájának karbamidtartalma csak 3,92 mmól/liter volt, míg a kontrollcsoport vérplazmájában 4,70 mmól/liter értéket mérünk. Erre vezethető vissza, hogy a védett fehérjét fogyasztó kísérleti csoportban átlagosan 11 nappal rövidebb volt az ellést követő acikliás periódus hossza, mint a kontrollcsoportban. Ennek következménye az is, hogy az újravemhesüléshez a kísérleti csoport állatainak átlagosan 13 nappal rövidebb időre ($P < 0,05$) volt szükségük, mint a kontrollteheneknek.

A monogasztrikus állatokkal analóg módon a kérődzőknek sem elsősorban fehérjére, hanem aminosavakra van szükségük az életfenntartás és termelés céljára. Ugyanakkor a kérődző állatok esetében még kevés adattal rendelkezünk ahhoz, hogy fehérjeszükségletüket aminosavalapon tudjuk fedezni. Az esszenciális aminosavak közül a tehenek metioninszükségletéről rendelkezünk a legtöbb adattal.

A metionin a kérődzők – elsősorban a nagy tejtermelésű tehenek – esetében a legtöbbször az első limitáló aminosav, ami egyrészt azzal áll összefüggésben, hogy a fehérjeszükségletük nagyobb hányadát (legalább 55%-át) fedező mikrobafehérje kevés metionint tartalmaz, de a tehenek gyakori metioninhiányának oka az is, hogy a szarvasmarhákkal etetett takarmányok jelentős részében a metionin az első limitáló aminosav.

A kiegészítésként adott DL-metionint azonban azért, hogy azt a bendőbaktériumok ne bontsák le, ugyancsak védett formában kell etetnünk. A védelemnek két módja ismert. A fizikai védelem esetében a metionint a bendőben szokásos gyengén savas (pH 6,4–6,8) körülmények között nem oldódó anyaggal burkolják be, mely burok csak az erősen savas (pH 2,2–2,4) oltógyomorban válik le a metioninról. A védelem másik módját az úgynevezett kémiai védelem jelenti, amelynek során a metioninmolekula szerkezetének módosításával olyan analóg vegyületet hoznak létre, melyet a bendő mikrobái nem tudnak lebontani, de az fel tud szívódni, és az állat az intermedier anyagforgalom során metioninná tudja alakítani. Ilyen anyag pl. a metionin-hidroxi-analóg (MHA), amelyet ma már használnak a kérődzők takarmányozásában.

Bendő- és duodenumfisztulával ellátott növendékbikákon végzett kísérleteink során megállapítottuk, hogy a bendőstabil anyaggal burkolt Mep-ron M85 védettmetionin-készítmény metionintartalmának 41,3%-a jutott át lebontás nélkül a bendőn. A veszteség elsődleges oka, hogy a szemcsék egy részén a védőburok a rágás és kérődzés során megsérül. Ennek ellenére a készítménnyel 3,5-ször több metioninhoz jutnak az állatok, mint a nor-

mál DL-metioninnal végzett kiegészítés esetén. Ezt a vérplazma szabadmetionin-tartalmának alakulása is alátámasztja (3. táblázat).

3. táblázat
Védettmetionin-kiegészítés hatása a vérplazma szabadmetionin-tartalmára,
valamint a tehenek tejtermelésére

Paraméter	szakasz		
	Kontroll	Normál DL-metionin	Védett metionin
Kiegészítés a napi adagban:			
15 g normál DL-metionin	–	15 g	–
17,6 g védett metionin = 15 g normál DL-metionin	–	–	15 g
Duodénumon áthaladó metionin (g/nap)	19,54	21,29	25,73
Bendőben le nem bomló metionin:			
g	–	1,75	6,19
%	–	11,67	41,27
Vérplazma szabadmetionin-tartalma (mmol/1000 ml)	13,64 ^b	15,35 ^a	20,46 ^a
Tejtermelés (liter/nap)	33,7 ^b	–	34,9 ^a
Tej fehérjetartalma (%)	2,96	–	2,96
Tejjel termelt fehérje (g/nap)	997,5 ^b		1033,0 ^a

Megjegyzés: a különböző betűkkel jelzett értékek szignifikánsan különböznek egymástól.

Napi 15 g DL-metionint tartalmazó Mepron szignifikánsan növelte kísérletünkben a tehenek tejtermelését, és szignifikánsan nőtt a metioninellátás javulása következtében a tejjel termelt fehérje mennyisége is.

A jövőben a tehenek laktációs termelésének további növekedése várható, ami az állatok táplálóanyag-szükségletének folyamatos emelkedése következtében egyre nehezebbé teszi a kifogástalan bendőfermentációhoz szükséges feltételek megteremtését. Ezért a következő években a szarvasmarhák takarmányozásában a bypass takarmányok, illetve készítmények jelentőségének növekedésére számíthatunk.

Varga János

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

CAMPYLOBACTER FAJOK OKOZTA FERTŐZÉSEK A HÁZI- ÁLLATOKBAN ÉS AZ EMBERBEN

Elhangzott 2001. október 2-án

A campylobacterek hajlott (erre utal a nevük), vessző alakú, csavart, Gram-negatív baktériumok (Vandamme et al., 1991). E fajokat korábban mikroaerofil vibrióknak tekintették, s az elmúlt század elején történt első leírásuk óta, egészen az 1960-as évek elejéig, vibriókként tartottuk őket számon. Az akkor végzett biokémiai és genetikai vizsgálatok azonban kiderítették, hogy ezek a baktériumok bár sok tulajdonságukban emlékeztetnek a valódi vibriókra, egy önálló csoportba tartoznak, 1963-ban kapták a *Campylobacter* elnevezést.

Azt, hogy a *Campylobacter* fajok szarvasmarhában és juhban vetéléseket idézhetnek elő, már a 1900-as évek elejétől tudták, az ember szeptikémiájával járó megbetegedéseiben játszott szerepére azonban csak viszonylag későn, az 1950-es években derült fény (King, 1957). Mivel a szeptikémiával járó esetek emberben ritkán voltak, e baktériumoknak az emberből való kitenyésztése akkor még nem váltott ki különösebb érdeklődést. A mikroaerofil vibriók tenyésztését sokáig akadályozta e baktériumok mikroaerofil jellege, azaz hogy sem közönséges levegőn, sem pedig szigorúan anaerob körülmények között nem tenyészthetők, oxigénre való érzékenységük, a bélcsatornából való kitenyésztésüket pedig a szelektív tenyésztés lehetőségeinek a hiánya. Bár antibiotikumokat tartalmazó szelektív táptalajokat a mikroaerofil vibriók kitenyésztésére szarvasmarha- és juhvetélésekből, továbbá a

tojótyúk úgynevezett vibrióhepatitiséből már az 1950-es évek elejétől használtak (Bisping et al., 1964), e baktériumfajok, közöttük is elsősorban a *C. jejuni* és a *C. coli* széles körű előfordulására és az ember hasmenéseinek előidézésében játszott szerepére (Butzler et al., 1973) csak az 1970-es évek közepétől derült fény, amikortól is megfelelő antibiotikum-kombinációk táptalajba keverésével (Skirrow, 1977) lehetővé vált e fajok tömeges kitegyésztése állatokból, emberből, természetes vizekből és élelmiszerekből is.

A *Campylobacter* fajok sokkal szélesebb körben előfordulnak, mint ahogy azt korábban hittük. Számos fajban, így elsősorban a madarakban, de az emlősfajokban is, természetes viszonyok között előfordulnak a bélcsatornában. A bélsárral bejuthatnak a tejbe, szennyvizekkel a természetes vizekbe, az állatok levágását követően pedig bekerülhetnek a különféle állati eredetű élelmiszerekbe, nyers húsba, húskészítményekbe (Garcia et al, 1983; Shane–Montrose, 1985; Shane, 2000).

A vizsgálatok azt is tisztázták, hogy a korábban is ismert, de szórványosan előforduló, szepitkémiaával járó esetek mellett ezek a baktériumok tehetők felelőssé az ember elsősorban állati eredetű élelmiszerek közvetítette hasmenéssel járó megbetegedéseinek a jelentős részéért (Blaser et al., 1983). Az elmúlt évtizedben Európa országainak jelentős részében a campylobacterek okozta emberi hasmenéses megbetegedések száma elérte vagy akár meg is haladta a szalmonellák okozta hasmenéses esetek számát. Magyarországon a Johan Béla Országos Epidemiológiai Központ (korábban Országos Közegészségügyi Intézet) adatai szerint 2000-ben 8644 humán *Campylobacter* (Epinfo 2001, 8, 8. különszám) és 11 507 *Salmonella*-esetet jelentettek be.

Saját vizsgálatok

Saját vizsgálataink azt célozták, hogy megállapítsuk

- milyen szerepet játszanak a különféle *Campylobacter* fajok az egyes állatfajok megbetegedéseiben, így a szarvasmarha és a juh vetéléseiben, a kutyá és macska hasmenéssel járó eseteiben, a házityúk korábban vibrióhepatitisként leírt betegségének az előidézésében;
- milyen arányban fordulnak elő élelmiszerekben, elsősorban baromfihúsbán, tejben és természetes vizekben, továbbá mennyiben játszanak szerepet az ember hasmenéssel járó megbetegedéseinek az előidézésében;
- elvégeztük a törzsek szerocsoportokba való besorolását (Penner et al., 1983) referens törzsekkel szemben nyulakban termelt immunsavók segítségével;

- vizsgáltuk a *C. fetus* törzsek hőstabil és hőlabilis antigénjeit kereszttimmutelektroforézissel, poliakrilamidgél-elektroforézissel (PAGE-val) és immunoblot eljárással;
- megvizsgáltuk a *C. jejuni*, *C. coli* törzsek plazmidhordozását;
- összehasonlítottuk néhány, különféle fajokból, illetve kórképből izolált, de azonos szerocsoportba tartozó *C. jejuni* törzs DNS-képét, DNS-ük restrikciós endonukleázokkal való hasítása után a törzsek között meglevő esetleges különbségek kiderítéséért, és
- végül kísérleteket végeztünk annak kiderítése érdekében, hogy milyen körülmények között és milyen eséllyel lehet brojlercsirke-állományokat *Campylobacter*-fertőzéstől mentesen fölnevelni.

A vizsgálatok végső célja az volt, hogy az eredmények ismeretében javaslatokat tegyünk a *Campylobacter*-fertőzések eredményesebb körjelzésére, a velük történő fertőződés, illetve az általuk okozott betegségek hatékonyabb megelőzésére.

Eredmények

A campylobacterek szelektív kitenyésztésére az antibiotikumokat tartalmazó táptalajok jól használhatók. Az antibiotikumok mellett, a szarvasmarha- és juhvetélésekből származó minták vizsgálatakor a táptalajba cikloheximidet is tenni kell (50 µg/ml), a penészgombák növekedésének a gátlása érdekében. A táptalajoknak legalább 0,1%-nyi mennyiségben piroszölősavat is tartalmazniuk kell, mert máskülönben főleg a *C. fetus* subsp. *venerealis* törzsek nem vagy nem kellően nőnek.

A különféle váladékok (pl. ondóminta, tasakmosó folyadék stb.) vizsgálata során lényeges, hogy a mintákat néhány órán belül megfelelő táptalajra oltjuk, mert 24 órás levegőn való állás után a *C. fetus* subsp. *venerealis* törzsek már többnyire nem tenyészthetők ki. Ha erre nincs mód, akkor a mintákat megfelelő transzport táptalajba vagy pl. Thiol (Difco) táptalajba kell oltani a mintavétel helyszínén. Ezekben a tápfolyadékokban a campylobacterek hosszú ideig életben maradnak, és a *C. fetus* törzsek szobahőmérsékleten el is szaporodnak. A Thiol táptáptalaj alkalmas a *C. fetus* törzsek szobahőn kb. két hónapig való fenntartására, ami jelentősen megkönnyíti e törzsek vizsgálatát, más laboratóriumokba való elküldését stb. A Thiol levesben nőtt tenyészetekhez 25–50% arányban steril glicerint keverve, mínusz 20 °C-on egy-két évig, mínusz 70 °C-on pedig gyakorlatilag korlátlan ideig fenntarthatók.

A *C. fetus* subsp. *venerealis*, a *C. fetus* subsp. *fetus*, valamint a *C. jejuni*, *C. coli* törzsek már a primer telepekben többnyire megkülönböztethetők egymástól, mert a *C. fetus* subsp. *venerealis* törzsek optimális táptalaj-összetétel mellett is aprók, a *C. fetus* subsp. *fetus* telepek nagyobb, a termofil *C. jejuni*, *C. coli* törzsek pedig lapos, nedves, egymással összefolyó telepeket képeznek.

A campylobacterok okozta szarvasmarha-vetélések vizsgálata alapján megállapítható volt, hogy a vizsgált 44 szarvasmarha-állományból 42-ben (95,4%) a vetélések okozója *C. fetus* subsp. *venerealis* volt, és mindössze egy-egy állományban okozta a vetélést *C. fetus* subsp. *fetus*, illetve *C. jejuni* (1. táblázat) (Varga et al., 1986). A *C. fetus* subsp. *venerealis* törzsek gyenge növekedésük és biokémiai tulajdonságaik alapján a laboratóriumi diagnosztika során könnyen elkülöníthetők a vetélés előidézésében csak igen ritkán szerepet játszó egyéb campylobacteroktól.

1. táblázat
Szarvasmarha-vetélésekből izolált *Campylobacter* fajok megoszlása
és szerocsoportja (44 állomány)

	<i>C. fetus</i>		<i>C. jejuni</i>
	subsp. <i>venerealis</i>	subsp. <i>fetus</i>	
Az állományok száma	42 (95,4 %)	1	1
A törzsek száma, szerocsoportja	47, A (O1)	1, A (O1)	1 Penner O1

A *C. fetus* subsp. *venerealis* törzsek mindegyike az A(O1-es) szerocsoportba tartozott, ugyanide volt besorolható a *C. fetus* subsp. *fetus* is, míg a *C. jejuni* törzs a Penner-féle O1-es csoportba tartozott. A szerológiai besorolás azért érdekes, mert a vetélést követően a vérsavóban megjelent ellenanyagok kimutatására homológ törzsből készített antigént kell használni, egyébként hamis, negatív eredményt kapunk. A *C. fetus* subsp. *venerealis* törzseknek közegészségügyi jelentősége nincs, ezek emberben nem telepsznek meg.

A juhok campylobacterok okozta vetéléseit a vizsgált 26 állományból 21-ben (80,7%) *C. fetus* subsp. *fetus*, 5 állományban (19,3%) pedig *C. jejuni* törzsek okozták (2. táblázat). A *C. fetus* subsp. *fetus* törzsek közül 13 (36,1%) az A(O1), 23 (69,3%) pedig a B(O2) szerocsoportba tartozott. A *C. jejuni* törzsek (összesen 22) legalább három Penner-féle szerocsoportba, az 1-esbe (6 törzs), az 5-ösbe (4 törzs) és a 8-asba (5 törzs) tartoztak, 7 törzset viszont az eddig ismert szerocsoportok egyikébe sem tudtunk besorolni (Varga et al., 1990a).

2. táblázat

Juhvetélésekből izolált *Campylobacter* fajok megoszlása és szerocsoportja (26 állomány)

	<i>C. fetus</i> subsp. <i>fetus</i>	<i>C. jejuni</i>
Az állományok száma	21 (80,7%)	5 (19,3%)
A törzsek száma és szerocsoportja	36, 13 A (O1) 23 B (O2)	22, O1 (6 törzs) O5 (4 törzs) O8 (5 törzs) OX (7 törzs)

Ezek az eredmények azt mutatják, hogy juhállományainkban az összes *Campylobacter* okozta vetelésnek mintegy 20%-át *C. jejuni* törzsek okozzák, a vetéléseket különféle szerocsoportú törzsek idézik elő. A szerológiai vizsgálatok gyakran negatív eredményt adnak, mert a vetélt állatok vérsavóiban csak a homológ törzzsel szemben jelennek meg ellenanyagok. Mind a *C. fetus* subsp. *fetus*, mind pedig a *C. jejuni* törzsek az emberre nézve is patogének, azaz ezekkel a törzsekkel a kérődzők ellése során, illetve nyers tej útján az ember is fertőződhet.

A *C. jejuni*, *C. coli* törzsekkel a kutya, macska és a rágcsálók, így a nyúl, a tengerimalac és más apró rágcsálók is fertőződhetnek, amelynek a következménye rendszerint néhány napig tartó, vízszerű hasmenés. Az egyetem ambulanciájára behozott hasmenéses kutyák 12,7%-ának a bélsarából voltak *C. jejuni* törzsek (összesen 15) kitenyészthetők, amelyek legalább 6 szerocsoportba tartoztak (Varga et al., 1990b).

Húsnyúlállományban is észleltünk hasmenést, ilyen esetekből 02-es szerocsoportú *C. jejuni* törzseket tenyésztettünk ki.

Tojótyúkállományban a *C. jejuni*, *C. coli* törzsek a tojástermelés megindulásakor hasmenéssel, a tojástermelés csökkenésével és a máj gyulladásával, hepatitiszrel járó kórképet tudnak előidézni. Az általunk vizsgált állományokban a tojástermelés 8,7%–16,4%-kal csökkent, az elhullások szórványosak maradtak, a tojástermelés kb. 3 hét elteltével tért vissza a megszokott szintre.

Minthogy a baromfiban a *C. jejuni*, *C. coli* baktériumok a normál bélflóra részének tekinthetők, megvizsgáltuk, hogy a vágóhídon frissen levágott és a bolti kiszállításhoz csomagolt csirkék milyen arányban szennyezettek campylobacterekkel.

Öt levágott állomány egyedeiből a hasüregből és a bőrről összesen 200 tamponmintát vettünk. Állományonként változó mértékben a minták 26–64,3%-ából voltak *C. jejuni* és *C. coli* törzsek kitenyészthetők. A minták magas szennyezettségi aránya a magyarázat arra, hogy a *C. jejuni*, *C. coli* törzsek okozta emberi fertőzések leggyakoribb forrása a nyers baromfihús.

A különböző forrásokból (vetélt szarvasmarha- és juhmagzatokból, kutyaiból, nyúlból, baromfi-húsból, emberi hasmenéses esetekből) izolált törzsek antigénjeinek a vizsgálata azt mutatta, hogy a *C. jejuni* törzsek szerocsoportonkénti megoszlása (3. táblázat) igen széles, de egyúttal az is megállapítható volt, hogy ugyanazok a szerocsoportok, amelyek megbetegítik az állatokat, izolálhatók a hasmenésben beteg emberekből is.

3. táblázat
A *C. jejuni* törzsek szerocsoportonkénti megoszlása

Szerocsoport	Szarvasmarha	Juh	Sertés	Nyúl	Kutya	Vágott csirke	Ember
1	1	6			4	10	10
2				3	2	9	18
3							4
4							1
5		4					6
8		5	2			31	16
9						1	
10							2
11							7
12							1
13							1
15							1
16							4
18						2	1
19					1		2
29					1		1
31					6	2	3
35							
37					1		
43							1
50							4
53							1
58							4
Nem tipizálható		3	1			11	40
Összesen	1	18	3	3	15	66	128

Az emberben előforduló campylobacter okozta hasmenéses esetek közelebbi megismerése érdekében a nyári időszakban két hónapon át (1995. augusztus, szeptember) megvizsgáltuk egy ÁNTSZ-laboratóriumba beküldött valamennyi mintát. A két hónap alatt kitenyésztett, összesen 111 *Campylobacter* törzs közül 101 (91%) *C. jejuni*, míg 10 törzs *C. coli* volt.

Azaz idehaza a campylobacterek okozta hasmenések döntő többségét *C. jejuni* törzsek okozzák, a *C. coli* törzsek jóval ritkábban fordulnak elő. A *C. jejuni* törzsek 2/3-át (66 törzs, 65,3%) tudtuk hőstabil antigénjük alapján, szerológiailag besorolni. A törzsek összesen 17 szerocsoportba tartoztak, közülük a 2-es és a 8-as szerocsoportokba tartozók voltak a leggyakoribbak. A törzsek változó érzékenységet mutattak a különféle antibiotikumokkal szemben (4. táblázat), de kivétel nélkül mindegyik érzékeny volt eritromicinre, azaz ha gyógykezelésre szükség van, ez az antibiotikum használható a legnagyobb eséllyel.

4. táblázat

A C. jejuni, C. coli törzsek antibiotikumok iránti érzékenysége

	A törzsek száma Érzékeny/vizsgált	%
Penicillin	0/60	0
Ampicillin	34/60	56,7
Eritromicin	60/60	100
Oxitetraciklin	23/26	88,5
Klórtetraciklin	51/60	85,0
Ofloxacin	32/34	94,1
Nalidixin sav	97/111	87,4

A betegek kor szerinti megoszlása azt mutatta, hogy a capylobacterek okozta hasmenés leggyakrabban a 0–5 éves korosztályban (53,1%) fordul elő, a gyakoriság a kor előrehaladásával fokozatosan csökken, majd a 70 éven feüliek között ismét enyhén emelkedik (5. táblázat) (Varga – Fodor, 1998).

A szarvasmarhában vetélést okozó *C. fetus* subsp. *venerealis* (A szerocsoport) törzsből készített antigénkivonatokat, a homológ immunsavóval keresztimmun-elektroforézissel vizsgálva megállapítható volt, hogy ezek a törzsek a sejtfalukban és a sejt felületen legalább három hőstabil és további négy hőlabilis antigént hordoznak. A juhokban vetélést előidéző *C. fetus* subsp. *fetus* A szerocsoportú törzsben ugyanezzel az immunsavóval vizsgálva ugyancsak legalább négy hőstabil antigén volt kimutatható. A *C. fetus* subsp. *fetus* B csoportba tartozó törzs antigénkivonatát A csoportba tartozó törzs ellen termelt hiperimmun savóval vizsgálva viszont jól kimutatható volt, hogy a típuspecifitást megszabó (B-) antigénnel nem jött létre precipitáció, azaz ez a precipitációs csík hiányzott. Amikor a *C. fetus* A szerocsoportú törzset a homológ immunsavójával úgy vizsgáltuk, hogy a közbülső gélbe beletettük a B szerocsoportú törzs antigénkivonatát (*in situ*

abszorpció), akkor csak egyetlen precipitációs csík maradt meg az eredeti helyén, a mindkét kivonatban jelen levő közös antigének viszont egy-egy hosszanti precipitációs csíkot adtak. Az eredeti helyén maradt precipitációs csík azonos kell hogy legyen a törzsek specificitását hordozó A (01) antigénnel, mert ez az antigén kimutatható volt az A szerocsoportba tartozó mindkét törzsben, hiányzott a B szerocsoportú törzsből, továbbá mert a közbülső gélbe tett B szerocsoportú antigénnel a csík alakja és helyeződése nem változott. A közbülső gélben kapott precipitációs csíkok azt is bizonyítják, hogy eltekintve a csoportspecifitást megszabó antigéntől, a *C. fetus* A, illetve B szerocsoportú törzseknek egyéb hőstabil antigénjei egymással azonosak. Bár a törzsek felületén több hőlabilis antigén is kimutatható volt, ezek alapján sem agglutinációval, sem pedig passzív heamagglutinációval nem sikerült a törzsek osztályozása.

5. táblázat
A 111 emberi *Campylobacter*-eset kor szerinti megoszlása

Kor (év)	Esetszám	%
0–5	59	53,1
6–10	20	18,0
11–20	12	10,8
21–40	13	11,7
41–60	3	2,7
61–70	1	0,9
>71	3	2,7

A *C. fetus* subsp. *fetus* törzsekből 56 °C-on előállított antigénkivonatokat SDS-PAGE-val vizsgálva, 19 csík (antigénfrakció) volt kimutatható, amelyek molekulatömege a markerekkel való összehasonlítás alapján kb. 4800 és 205 000 között változott. Eltekintve egy kb. 33 000-es molekulatömegű csíktól, a 136-os (A szerocsoport) és egy 120 000-es molekulatömegű csíktól a 265-ös (B szerocsoport) törzsben, valamennyi *C. fetus* subsp. *fetus* törzs PAGE-profilja egymáshoz igen hasonló volt (Varga, 1991).

AZ SDS-PAGE során kapott csíkok többsége – legalább 11, ugyanazon antigénkivonatokat használva – immunoblot eljárással is kimutatható volt, azaz velük szemben nyulakban ellenanyagok termelődtek. Ebből arra következtethetünk, hogy ezek az antigénfrakciók fontosak az immunitás kialakulásában.

C. fetus A és B szerocsoportú törzseket A szerocsoportú törzs ellen termelt hiperimmun vérsavóval immunoblotban vizsgálva, a kapott csíkok

többsége azonos, azaz ezek között a törzsek között antigenitásbeli különbségek alig vannak, jól kimutatható volt viszont, hogy a típuspecifitásért felelős kb. 21 000-es molekulatömegű antigén A szerocsoportú törzs ellen készült hiperimmun savóval vizsgálva az A szerocsoportú törzsben jelen volt, a B szerocsoportú (heterológ) törzsből azonban hiányzott.

A campylobacterek csak ritkán hordoznak plazmidokat. Az általunk vizsgált 14 *C. fetus* és 16 *C. jejuni* törzs közül 2-2 ben tudtunk kimutatni egy kb. 31 500-as molekulatömegű plazmidot.

Juh- és szarvasmarha-vetélesekéből származó *C. fetus* subsp. *fetus* törzsekből preparált DNS-eket különféle (EcoR1, HINDIII, BamH1 és XHO1) restriktációs endonukleázokkal emésztve nem találtunk eltéréseket a törzsek között.

6. táblázat
Campylobacter-fertőzőtttség tojókban

A tojásgyűjtés egy hete alatt:	30–68% (bélsár)
Tojásban:	0
Befulladt tojásokban:	0
A nevelés 6 hete alatt:	0 (bélsár)
Levágáskor a vágóhídon:	16% (vágott csirke felületén)

Minthogy a baromfifajok fontos szerepet játszanak a termofil campylobacterek fenntartásában, és az ember, továbbá a kutya és a macska fertőződésének is a baromfihús a leggyakoribb forrása, megvizsgáltuk a fertőzéstől mentes brojlercsirke-fölnevelés lehetőségét. Egy 5500-as létszámú naposcsibe-állományt zárt istállóban letelepítve és tartva, folyamatosan vizsgáltunk kloakából vett tamponmintákkal campylobacterek jelenlétére. A tojóállomány fertőzőttségének a mértéke a tojásgyűjtés egy hete alatt a bélsárminták tenyésztéssel történt vizsgálata alapján 30–68% között változott, csoportonként eltérően. A tojóállomány baktériumhordozása antibiotikummal (10 mg enrofloxacin/testtömegkg, ivóvízben, 7 napon át) történő kezeléssel nem volt csökkenthető, a tojók bélsarából 30%-os (0. nap), 42%-os (4. nap) és 46%-os (7. nap) gyakorisággal voltak campylobacterek kitenyészthetők. Sem a keltetés során a befulladt tojásokból, sem pedig a nevelés 6 hete alatt az időközben a vágósúlyt elért állatok bélsarából campylobacterek nem voltak kitenyészthetők. A állatok vágóhídra szállítása és a levágása a szokásos módon, nem elkülönítetten történt. A levágáskor a vágóhídon az állatok bélsarának 42%-ából, a bőrfelületről pedig a csirkék 16%-ából voltak termofil campylobacterek kimutathatók (6. táblázat). Ezek az eredmények azt

mutatják, hogy zárt körülmények között, optimális higiéniai viszonyok mellett tartott csibeállományok fertőzéstől mentesen fölnevelhetők, a fertőződés azonban bekövetkezhetsz a szállításkor és a levágás során is. Mindenesetre az ebből az állományból származó konyhakész csirkék fertőzöttségének a mértéke még mindig jelentősen kisebb volt, mint az egyéb állományokból származóké.

Következtetések

Az elvégzett vizsgálatokból számos következtetés vonható le a campylobacter okozta betegségekre és az ellenük való védekezésre vonatkozóan.

Szarvasmarha-állományokban a campylobacter okozta vetéléseket csaknem kizárólag *C. fetus* subsp. *venerealis* törzsek okozzák. Juhokban viszont a campylobacter kiváltotta vetélések kb. 80%-át *C. fetus* subsp. *fetus*, kb. 20%-át pedig különféle szerocsoportú *C. jejuni* törzsek idézik elő. A szarvasmarha és a juh campylobacter okozta vetélése megelőzhető fertőzéstől mentes bikák és kosok használatával, a mesterséges termékenyítés szakszerű, steril eszközökkel történő elvégzésével, az első alkalommal vemhes állatok elkülönített tartásával és leelletésével. Ha pedig a betegség mégis megjelent, a betegeket el kell különíteni, és antibiotikumokkal kell gyógykezelni. Az ilyen állományok tejét csak pasztörözés után szabad forgalomba engedni.

A hasmenéses kutyák 12,7%-ában volt a betegség *C. jejuni* törzseknek tulajdonítható. A kutya és a macska fertőződésének az elkerülése meglehetősen nehéz, mert ezeknek az állatoknak a baromfihúst, illetve a konyhai feldolgozás során képződött hulladékokat is csak főzve szabadna adni. A kutya és a macska *C. jejuni* okozta hasmenése többnyire nem igényel gyógykezelést, a beteg állatok néhány nap alatt önmaguktól meggyógyulnak, jelentős fertőzési forrást jelentenek azonban egymás és az ember számára is. Ezért célszerű őket betegségük idejére elkülöníteni és esetleg szájon át adva antibiotikummal gyógykezelni. Az ember kutyától, macskától, más lakásban tartott rágszálóktól, madaraktól való fertőződése az állatokkal való ésszerű bánásmód és a megfelelő személyi higiénia szabályainak a betartása útján kerülhető el.

A baromfifajok bélcsatornájának a *C. jejuni* és a *C. coli* törzsek természetes lakói. Mivel a campylobacter a tojásba nem jutnak be, a fertőződés az élet első heteiben nagy valószínűséggel a környezetből történik. A baromfifajok *C. jejuni*, *C. coli* fajokkal való fertőződése nehezen kerülhető el, a vágási és a vágóhídi feldolgozás higiéniai szabályainak a betartásával azon-

ban annyi legalább elérhető, hogy a vágóhidakról a mainál lényegesen kevesebb fertőzött, nyers baromfihús kerüljön az üzletekbe. A vágóhídi feldolgozás során a folyadékos előhűtés felváltása a léghűtéssel jelentősen csökkenti a fertőzöttség mértékét. A brojlercsirke-állományok fertőzéstől mentes körülmények között való felnevelése lenne az ideális megoldás, ez azonban a mainál lényegesen jobb tartási és higiéniai körülményeket igényel, ezek biztosítása viszont jelentősen növelné a költségeket.

Az ember fertőződésének a megelőzése érdekében fontos a baromfihús konyhai feldolgozása során a higiénia szabályainak a betartása, a baromfihús kellő sütése, főzése, a jó személyi és konyhai higiénia. Az ember campylobacterek okozta hasmenése enyhe lefolyású, a folyadékpótláson kívül többnyire nem igényel gyógykezelést, ha azonban antibiotikumra is szükség van, akkor a szájon át adott eritromicin tekinthető a leghatékonyabbnak.

Összefoglalás

A campylobacterek többféle kórképet képesek előidézni, így egyebek között kérődzőkben vetélést, kutyában, macskában hasmenést, tojóállományokban hasmenéssel és tojástermelés-csökkenéssel járó hepatitiszt, de előfordulhatnak tejben, baromfihúsban, más élelmiszerekben és természetes vizekben is. Fogékony irántuk az ember is.

Hazai szarvasmarha-állományokban a campylobacterek okozta vetélések 95,4%-át *Campylobacter fetus* susp. *venerealis* törzsek okozták. A juhállományokban okozott vetélések során 80,7%-ukban *C. fetus* subsp. *fetus*, 19,3%-ukban pedig *C. jejuni* törzsek voltak kitenyészthetők. A hasmenéses kutyák 12,7%-ának a bélsarából voltak *C. jejuni* törzsek izolálhatók. A vágóhídon levágott, a bolti kiszállításra csomagolt vágott csirkék 26–64,3%-ában voltak *C. jejuni*, *C. coli* törzsekkel fertőzöttek. Emberben a campylobacterek okozta hasmenés esetek 53,1%-a a 0–5 éves korcsoportban fordult elő. A emberben előforduló *C. jejuni* törzsek hőstabil antigénjeik alapján legalább 17 szerocsoportba tartoztak. Ugyanezekbe a szerocsoportokba tartozó törzsek állatokból is izolálhatók voltak. Egy zártan tartott nagyüzemi brojlercsirke-állomány a vágósúly eléréséig *C. jejuni*-, *C. coli*-fertőzéstől mentesen volt felnevelhető, a levágásukat és vágóhídi feldolgozásukat követően azonban a csirkék 16%-ának a felületéről termofil campylobacterek voltak kimutathatók.

A *C. fetus* subsp. *fetus* törzsekben SDS-PAGE-vel legalább 19 antigén volt kimutatható. Ezek közül 11 immunoblottal is azonosítható volt.

Irodalom

- Bisping, W., Langenegger, J., Winkenweder, W.: Nachweis und Vorkommen der Vibrio fetus-Infektion beim Bullen in Norddeutschland und Vorschläge zu deren Bekämpfung. *Dtsch. tierärztl. Wschr.*, 1964, 71, 285–291.
- Blaser, M. J., Taylor, D. N., Feldman, R. A.: Epidemiology of *Campylobacter jejuni* infections. *J. Inf. Dis.*, 1983, 127, 157–175.
- Butzler, J. P., Dekeyser, P., Detrain, M., Dehaen, F.: Related vibrio in stools. *J. Pediatr.*, 1973, 82, 493–495.
- Garcia, M. M., Eaglesome, M. D., Rigby, C.: Campylobacters important in veterinary medicine. *Vet. Bull.*, 1983, 53, 793–818.
- King, E. O.: Human infections with *Vibrio fetus* and a closely related vibrio. *J. Infect. Dis.*, 1957, 101, 119–129.
- Penner, J. L., Hennessy, J. N., Congi, R. V.: Serotyping of *Campylobacter jejuni* and *Campylobacter coli* on the basis of thermostable antigens. *E. J. Clin. Microbiol.*, 1983, 2, 373–383.
- Shane, S. M., Montrose, M. S.: The occurrence and significance of *Campylobacter jejuni* in man animals. *Vet. Res. Comm.*, 1985, 9, 167–198.
- Shane, S. M.: *Campylobacter* infection of commercial poultry. *Rev. sci. tech. Off. int Epiz.*, 2000, 19, 376–395.
- Skirrow, M. B.: *Campylobacter* enteritis: a „new” disease. *British. Med. J.*, 1997, 2, 9–11.
- Vandamme, P., Falsen, E., Rossau, R., Hoste, B., Segers, P., Tytgat, R., De Ley, J.: Revision of *Campylobacter*, *Helicobacter* and *Wolinella* taxonomy: emendation of generic description and proposal of *Arcobacter* gen. nov. *Int. J. Syst. Bacteriol.*, 1991, 41, 88–103.
- Varga, J., Fodor, L., Fazekas, B., Rády, M., Hajtós, I.: Biochemical and serological characterization of *Campylobacter* strains isolated from aborted bovine fetuses. *Acta Vet. Hung.*, 1986, 34, 55–59.
- Varga, J., Mézes, B., Fodor, L., Hajtós, I.: Serogroups of *Campylobacter fetus* and *Campylobacter jejuni* isolated in cases of ovine abortion. *J. Vet. Med. B.*, 1990a, 37, 148–152.
- Varga, J., Mézes, B., Fodor, L.: Serogroups of *Campylobacter jejuni* from man and animals. *J. Vet. Med. B.*, 1990b, 37, 407–411.
- Varga, J.: Comparison of surface antigens of some *Campylobacter fetus* subsp. *fetus* strains of ovine origine by polyacrilamide gel electrophoresis and immunoblotting. *J. Vet. Med. B.*, 1991, 38, 497–504.
- Varga, J., Fodor, L.: Biochemical characteristics, serogroup distribution, antibiotic susceptibility and age-related significance of *Campylobacter* strains causing diarrhoea in humans in Hungary. *Zentralbl. Bakteriол.*, 1998, 288, 67–73.

ORVOSI TUDOMÁNYOK
OSZTÁLYA

Sótonyi Péter

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

A SZÍVGLIKOZIDHATÁS ÖSSZE- HASONLÍTÓ MORFOLÓGIÁJA

Elhangzott 2001. december 13-án

William Withering 1785-ben közzé tette a piros gyűszűvirág klinikai hatásait leíró orvostörténeti jelentőségű, *An account of the Foxglove and some of its medical use* című munkáját, melyben javasolta a növénynek a gyógyításban történő alkalmazását (59). A szívglukozidhatás molekuláris vizsgálatában az 1950–60-as években meghatározó áttörést jelentett az a felismerés, hogy a vörösvértestek aktív K^+ - és Na^+ -transzportja sztrofantin-G jelenlétével felfüggeszthető. A részletes kinetikai vizsgálatok igazolták, hogy a szívglukozid a $Na^+-K^+-ATPáz$ t, a Na^+K^+ -pumpát, specifikusan gátolja. Ennek alapján joggal vetődött fel, hogy ez az enzim a szívglukozid farmakológiai specifikus receptora, s ez az enzim felelős a szívglukozidok terápiás és toxikus hatásáért egyaránt (25, 31).

Jelentőségüknél fogva is kiemelhetők azok az újabb vizsgálatok, amelyek egy a szervezetben előforduló, ún. endogén digitáliszerű (EDLF), a $Na^+-K^+-ATPáz$ t gátló faktort mutattak ki. A hormonhatású anyagnak – többek között – fontos szerepe van az aldoszteron-érváltság szabályozásában és az esszenciális hipertónia patogenezisében (10, 18). Az ouabain biológiai hatást célzó további elemzések igazolták a transzport ATPáz gátlásán keresztül fontos szerepét a neurotransmissziós folyamatokban és a sejtosztódás felfüggesztésében (6, 14, 51, 52).

A klinikai alkalmazással, hatásmechanizmussal összefüggő minőségében új ismeretanyag ellenére változatlanul tény, hogy a szívglikozidokkal kezelt kórházi betegek 10–15%-a, míg az ambuláns betegek 20–25%-a valamilyen formában intoxikált (4, 23, 28).

Az elmúlt 50 esztendő igen intenzív kutatásait közel tízezer dolgozat taglalja, melyek közül csak néhány, összefoglaló munkára utalok (1, 8, 11, 15, 20, 26, 36, 39, 57, 58).

A monovalens kationok transzportjának kutatásában a robbanásszerűen fejlődő morfológiai módszerek viszonylag szerényebb szerephez jutottak. A morfológiai vizsgálatok érdemben három kérdéscsoport köré rendezhetők, úgymint;

- a szívglikozidfüggő ún. $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPáz}$ enzim és a
- a szívglikozid receptor kimutatása, továbbá
- a szívglikozid szívizomsejtre kifejtett hatásának vizsgálata.

Szívglikozidfüggő $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPáz}$ kimutatása

A fény- és elektronmikroszkópos hiszto-, citokémiai vizsgálatok mint funkcionális morfológiai módszerek az ismert sejtalkotók működéséről alapvető ismereteket szolgáltatottak. A módszertan folyamatos fejlődésével a korszerű sejtelettani kutatások egyik legeredményesebb eszközévé váltak.

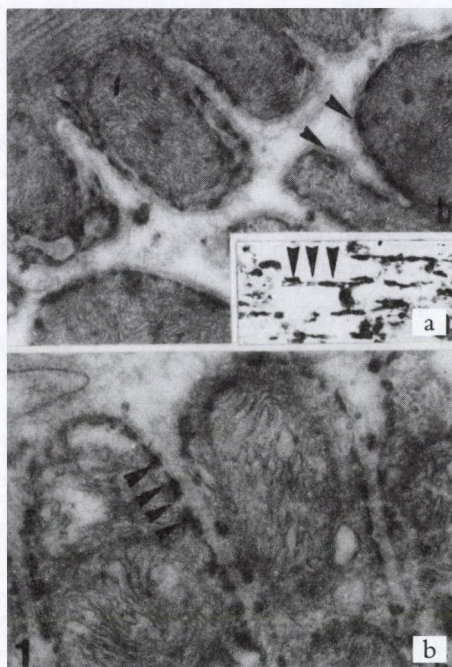
A hidrolázok, így az ATPáz kimutatásában alkalmazott ún. fémcsapadékos reakciók specificitásának gyarapítása, az ólomvegyületek részben ismert, kedvezőtlen tulajdonságainak csökkentése mindenkor általános elv volt. Az új lehetőségeket a mesterséges szubsztátumok (azofestékek, p-nitrofenilfoszfát) és az ólomsók (nitrát, acetát, citrát) más fémvegyületekkel (kobalt, kadmium, stroncium) történő helyettesítése, illetve jelzett gátlókkal történő enzimkimutatás jelentette (9, 32, 33, 34, 35, 38). Az f-mező elemei, az ún. ritka földfémek csoportjába tartozó lantanoidák és aktinoidák már korán fölkeltek a hisztocitokémiával foglalkozók figyelmét. A periódusos rendszerben ugyan más oszlopban helyezkednek el, kémiai sajátágaik mégis nagyon hasonlóak. Az aktinoidák csoportjába tartozó uránt (uranilacetát) a kontrasztzásban, a tóriumot (tóriumkötési reakció) a foszfát- és karboxil-csoportok kimutatásában, míg a cérium-kloridot az enzimhisztokémiában mint fémkapcsolót vezették be (38).

Vizsgálataink szerint a ritka földfémek – a neodímium, a praeodímium és a cérium – a szérum-glikoproteinekkel nagy molekulású komplexeket úgy alkotnak, hogy azok a tárolósejtekben magas elektronszórású tulaj-

donsággal jelennek meg. A tárolt anyag röntgenelemanalízis-vizsgálata igazolta, hogy a cérium, a neodímium, illetve a praeodímium foszfátvegyület formájában van jelen (54, 55).

Az 58–71 rendszerszám alatti f-mező elemei felé figyelmem azért fordult, hogy tovább vizsgáljam a citokémiában, így a $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPáz}$ kimutatásában történő alkalmazhatóságukat. A követelményeknek a neodímium és a cérium sója, a nitrát, illetve a klorid felelt meg, miután az anorganikus foszfáttal könnyen és gyorsan lépnek reakcióba. Az új fémkapcsolási módszer a transzport ATPáz kimutatására alkalmas, mert szelektív és magas elektronszórású reakcióterméket biztosít (38). A kétdimenziós kristályok nedvesen fagyasztott mintáinak adatai szerint egy a membránba ágyazott $\text{Ca}^{++}\text{-ATPáz}$ molekula teljes magassága 100–110 Å, fő tömegével a citoplazmatikus oldalon a membrán felszínéről mérve 55–60 Å magasságban emelkedik ki (59).

Saját tapasztalataim alapján a $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPáz}$ kimutató citokémiai reakciócsapadék 10–30 Å átmérővel és 40–60 Å magassággal jellemezhető. A Fourier-Bessel-Hoffman rekonstrukció alapján $1\ \mu\text{m}^2$ membránfelületen az ATP-hasító hely sűrűsége a szívizom helyétől függően (j. pitvar, b. pitvar, j. kamra, interventricularis septum, b. kamra) változó számmal 20–100 csatorna található. A $\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPáz}$ térbeli elrendeződése a sejtmembránon aszimmetrikus, leginkább sugárirányú. A reakciócsapadék a plazmamembrán citoplazma felé néző oldalával a lamina basalis felé nyúlik. Az ATP-kötő hely a foszforiláció, a katalitikus sajátsággal rendelkező alfa-alegység valószínűsíthető helyén lokalizálható (1. ábra). Az elsődleges képződése (kristályosodási magja), a fémkristályok rendeződése, itt kezdődik meg. Az ATPáz elemzésének további módszertani lehetőségét ad-



1. ábra

$\text{Na}^+\text{-K}^+\text{-ATPáz}$ fénymikroszkópos (a) és elektronmikroszkópos (b–c) kimutatásával a plazmamembrán citoplazma felé néző oldalán jellegzetes periodicitással helyezkedik el

ta az elektronmikroszkópos autoradiográfia (34, 35, 37). A jelölt ATP [$\text{ATP } \alpha^{32}\text{P}$, ATP^3H]a plazmamembránban Na^+ - K^+ -ATPáz enzim a citokémiai reakciótermékkel azonos helyen lokalizálódik (34, 37, 47, 50).

A citokémiai reakció kiértékelése a sorozatmetszeteken, az ún. számítógépes átlagolással történő, többdimenziós képrekonstrukció módszerével a Na^+ - K^+ -ATPáz enzimet a plazmamembrán alatt több egységből (6–8) felépülő struktúra formájában ábrázolja. Az ATPáz katalitikus egysége ellen termelt ferritinnel jelzett immunsavó (monoklonális anti- Na^+ - K^+ -ATPáz α egység-ferritin) is a plazmamembrán citoplazmatikus oldalán kötődik (49). Szívglükózid-előkezelést követő teljes gátlás után a transzport ATPáz egyik morfológiai módszerrel sem mutatható ki.

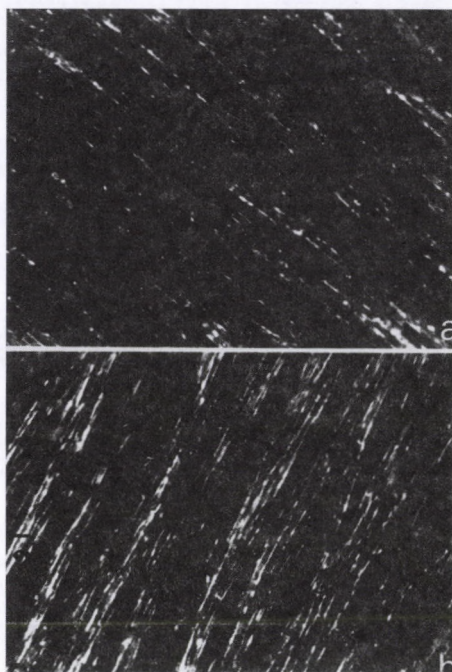
Szívglükózid receptor kimutatása

Az elmúlt tizenöt esztendő kutatásai számos területen tisztázták a szívglükózid alkotórészeinek szerepét a pozitív inotrop hatásban és a receptorhoz történő kötődés folyamatában (1, 7, 16, 17, 19, 27, 57).

A H-NMR spektroszkópia módszerével végzett vizsgálatok igazolták a szteroidmolekula és a laktongyűrű integritásának farmakokinetikai jelentőségét (22, 60). A receptor-szívglükózid kapcsolat során kialakuló térszerkezeti változás határozottan befolyásolja a szívglükózid farmakokinetikai jellemzőit (22, 26, 27). A receptor morfológiai kimutatásával csak néhány kutatócsoport foglalkozott, izotóppal (^3H -) és FITC-vel jelzett ouabain-derivátumok alkalmazásával (8, 53). A szerkezetkutatás módszertani lehetőségeinek fejlődése megteremtette a toxikológia viszonylag fiatal ágának, a toxikomorfológiának alapjait, mely a toxikus hatású kémiai anyagok morfológiai kimutathatóságával és sejtszerkezeti következményeivel foglalkozik.

A polarizációs mikroszkópia a szubmikroszkópos morfológia sajátos módszertani ága. A Romhányi és iskolája több évtizedes kutatómunkája nyomán kidolgozott ún. topooptikai reakciók biológiai érzékenységgű morfológiai módszerekké váltak (29). Az ABT- (aldehid-biszulfit-toluidinkék) reakció a lineáris OH-csoport térbeli szerkezetéről ad molekuláris szintű kvalitatív és kvantitatív információt. A digitális kötődése a szív-izomsejt-membránhoz az ABT-reakció topooptikai jellemzőinek (dikroizmus, metakromázia, kettős törés) olyan változásait idézi elő, melyek arra utalnak, hogy a reakcióba lépő vicinális OH-csoportok száma megnő, és a membrán felszínén új térszerkezet alakul ki (24, 44).

A PB-ABT-reakció kísérleti körülmények között alkalmas a szívglikozid-kötés további elemzésére. A perjódsav-borohidrid (PB) előkezelés után a Digoxin® különböző koncentrációival inkubált (2,0–8,5 ng/ml) fagyasztott szívizommetszetek ABT-reakciója már a megkötött szívglikozid cukorláncának topooptikai kimutatását is lehetővé teszi. A negatív kettős törés értéke az eltérő digitális koncentrációk függvényében közel annyival kisebb, mint amennyi a szívizomsejtmembrán szénhidrát komponenseinek ABT-reakciójából adódó kettős törés (kutyaszívizom: 15–20 nm). A tengelyre (sejtmembrán) vonatkoztatott negatív kettős törés a toluidinkék festékkötéleknek arra érintőleges elhelyezkedését és a cukorláncnak a tengellyel párhuzamos lefutását jelzi (2/a ábra). Ebben a szerkezeti helyzetben azok szabad, rotációs mozgások végzésére alkalmasak. A perjódsavas-borohidrid kezelés után emelkedő digoxinkoncentrációval inkubált metszetek ABT-reakciója fokozódó erősségű metakromáziás festődést jelez. A jelenség a festékmolekulák sűrű, egymással párhuzamos – orientált – elrendezése révén jön létre. A toluidinkék festékmolekulák metakromáziás abszorpciója $\lambda 510$ nm-től folyamatosan csökken, és elérheti a $\lambda 535$ nm maximumot, ami a festékkötő helyek igen közeli ($\sim 2\text{\AA}$) elhelyezkedését támasztja alá. Az orientált festékkötélek anizotróp abszorpciót (dikroizmust) mutatnak. A párhuzamos, ún. lineáris fény esetében az abszorpció csaknem teljes hiánya a festékmolekulák igen magas fokú, a struktúrára (cukorlánc) mérőleges, ún. coplanaris, lineáris kötődésére utal. A negatív kettős törés mellett a metakromázia-változás és negatív dikroizmus alapján is következtetni lehet a laktongyűrű 3-as C-atomján rögzülő cukorlánc térbeli elhelyezkedésére, illetve annak sűrűségére. A telítetlen laktongyűrű savas hidrolízissel (0,1N HCL) felbontható, majd a képződött cukorlánc az ABT-reakcióval pozitív kettős törést



2. ábra

A topooptikai HCL-ABT reakció

(a) pozitív kettős törést (a) PB-ABT reakció

(b) erős negatív kettős törést mutat
szarkolemmamembránon

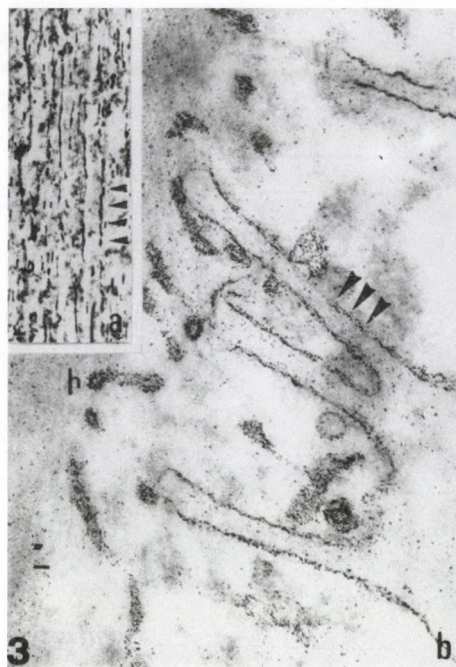
(10–15 nm) indukál (46). A tengelyre vonatkoztatott pozitív kettős törés a toluidinkék festékkötelékek arra párhuzamos elhelyezkedését, a cukorlanc tengellyel érintőleges lefutását igazolja (2b ábra).

A laktongyűrű a sejtmembránfelszínnel érintőleges rotációs mozgásra képes. A topooptikai eredmények is alátámasztják a szteránváz kötődését a receptorhoz, mert a szívglükózid kémiai szerkezetéből adódóan a laktongyűrű és a cukorlanc sejtfelszíni szabad térbeli elmozdulása stabil szteroidmagot feltételez (50).

A szívizomsejtmembrán szívglükózidkötő (digoxin) kapacitása egy bizonyos dózistartomány fölött telítődik, a topooptikai jellemzők (kettős törés, dikroizmus, metakromázia) már nem változnak. Az észlelés megerősíti azokat a megfigyeléseket, hogy a sejtfelszínen meghatározott számú szívglükózid receptor helyezkedik el, mely megszabja a sejt szívglükózidkötő kapacitását is. A jelenség magyarázata kettős: 1. az adott területen valószínűleg már

nem áll rendelkezésre szabad szívglükózidkötő receptor, ún. receptorlimit; 2. a festékkötelékek sűrűsége olyan, hogy több molekula kötődésére az adott szarkolemma területén nincs lehetőség, ún. sztérikus limit alakul ki (43, 44).

Az ABT-reakció elektronmikroszkópos szintű adaptálásával megfelelő módszerre vált a szívglükózid-kötődés további finomszerkezeti vizsgálatában (5, 21, 24, 43). A szívglükózid-mérgezés klinikai kezelésének hatékonyságában, a poli- és monoklonális digoxinspecifikus antitestek és azok Fab-fragmentumai jelentős előrelépést jelentettek. Az általunk kidolgozott immunsavó-jelölési, immunhisztokémiai módszer lehetővé tette a szívglükózid-receptor kapcsolat további tanulmányozását (49). Az immunsavó (monoclonal anti-digoxin) FITC-vel, (fluorescein-5-isothiocyanate) peroxidázzal, ferritinnel, biotinnel vagy radioaktív izotóppal is



3. ábra

A peroxidázzal jelzett immunsavó fénymikroszkópos (a) és elektronmikroszkópos (b) szinten a szarkolemmamembrán extracelluláris tér felé néző oldalán lokalizálódik

jelölhető, így a módszer széles körben kiterjeszthető a szívqlikoidkötés, a fény- és elektronmikroszkópos elemzés szintjére (3. ábra). Az immunsavóval (FITC) és radioaktív izotóppal (digoxin-3H) jelzett szívqlikoiddal végzett vizsgálataim is a lamina basalis glikokalix felé néző oldalán az extracelluláris lokalizációt (49) erősítették meg.

A szívqlikoid szívizomsejtre kifejtett terápiás és toxikus hatása

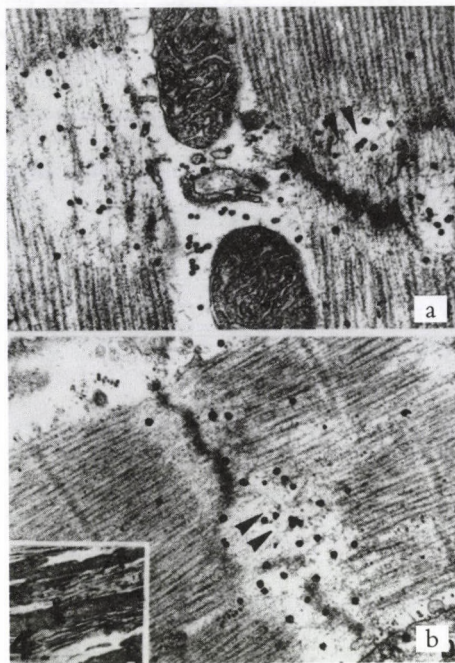
Az elektrofiziológiai és biokémiai vizsgálatok eredményeinek összegzése alapján molekuláris szinten a szívqlikoidhatás alapvetően két elemi folyamatból tevődik össze, úgymint a közvetlen Na^+ - K^+ -ATPáz-gátlásból és a közvetett intracelluláris ionmilió-változásból. Az intracelluláris szabad Ca^{2+} -koncentrációnövekedés következménye, hogy az excitációs-kontrakciós kapcsolat időpontjában a kalciumionok a kontraktilis elemek számára jobban elérhetővé válnak. A kalcium lokalizálására és extra-, illetve intracelluláris mozgásának követésére szelektív morfológiai módszerek birtokában vagyunk.

Az általunk kidolgozott és bevezetett orto-krezolftalein komplexon módszerben a képződött magas elektronszórású és jól lokalizálható csapadék összetételének specifitását röntgen-elemanalízissel igazoltuk (42). Az extracelluláris térből az intracelluláris tér felé történő kalciummozgás követésének megfelelő morfológiai lehetősége, a fény- és elektronmikroszkópos autoradiográfia, Ca^{45} -izotóppal teszi lehetővé.

Az izotóp kalciummal végzett elemzéseink igazolták, hogy a digoxin® terápiás dózistartományában (1,5–2,0 ng/ml) az extracelluláris térből megkezdődik a kalcium lassú beáramlása az intracelluláris térbe. A sejtmembrán Ca^{45} -t rögzítő kapacitása ezzel egyidejűleg jellegzetes, a kontrollhoz viszonyított fokozott affinitást mutat. A szarkolemma csőszerű betüremkedéseinek a transzverzális tubulusok (TT) területén ez a jelenség kifejezett. A digoxin kapcsolódása a sejtmembrán extracelluláris oldalán valószínűleg olyan térszerkezeti változást hoz létre, amely megnöveli a Ca^{2+} -t megkötő, szabad szíálsav molekuláncainak számát. A feltételezést támasztja alá az a megfigyelés, hogy a szíálsav-eltávolítás (neuraminidáz-emésztés) mértékétől függően ugyanis csökken, ill. megszűnik a sejtmembrán Ca^{2+} -t megkötő képessége. A kalciumcitokémia lokalizálásával összefüggő vizsgálataink alátámasztották, hogy a kontrollhoz viszonyítva a szarkolemmamembrán

erőteljes kalciumkötése mellett jelentős a kalcium kiürülése az intracelluláris raktárból, a szarkotubuláris hálózathoz és a szubsarkolemmális ciszternákból is. A folyamat egyenes következménye az intracelluláris tér szabad Ca^{2+} -szintjének növekedése.

A szívglikozidok pozitív inotrop hatása alapvetően attól is függ, hogy milyen a szabad Ca^{2+} rendelkezésre álló kontraktilis elemek minősége. A szívizomban elhelyezkedő isémiás, fibrotikus és zsíros góccok jelenléte az eloszlás inhomogenitását eredményezheti, illetve a szívizom szívglikozidfelvételét csökkentheti (48). A digoxin-intoxikáció (7,0–8,0 ng/ml) során a szívhatások következményeként jellegzetes szívizomsejt-károsodás, úgymint fibrillolízis, miocitolízis és hiperkontrakciós csíkokkal járó nekrozis alakul ki. Az aktin és miozin filamentumok fibrillolízist mutató helyein az autoradiográfia módszerével jelentős Ca^{2+} felhalmozódása figyelhető meg (4. ábra). A fokozott TnC- Ca^{2+} kötés miatt gócosan erős aktinmiozin kapcsolat jön létre. Ha ez tartós, és a relaxáció alatt is fennáll, akkor az adott területen rostkárosodás is bekövetkezik, létrehozva a fibrillo- és miocitolízis jellegzetes morfológiai képét. A szerkezeti változás másik formáját, a hiperkontrakciós csíkokkal járó nekrozist az érintett területen a szívizomrostok elnyújtott, erőteljes és tartós összehúzódása hozza létre. Morfológiai vizsgálataink alapján a Ca^{2+} felszabadulásának tartós elnyúlása a TnC- Ca^{2+} komplexből, valamint a Ca^{2+} reakkumulációjának és a Ca^{2+} raktáraiba való visszajutásának gátlása tehető felelőssé az elváltozás kialakulásában.



4. ábra

a-b. A fibrillolízist kifejezett Ca^{45} -felhalmozódás jellemzi. A fűlvékony metszeten disszeminált fibrillolízis (c) látható

A hiperkontrakciós csíkok megjelenése önmagában még reverzibilis, a túlfeszített rostokban bekövetkező rostsakadással együtt azonban már irreverzibilis szívizomsejt-elváltozásoknak tekinthető. A hiperkontrakciós csíkok huzamosabb jelenléte dipólust létesíthet, így megváltozhat az érintett területek elektromos stabilitása. Digi-

tálsz-intoxikációban a hiperkontrakciós csíkokkal járó sejtelhalás a kamrai ritmuszavarok morfológiai bázisát is képezheti.

A digoxin-intoxikációban kialakuló szívizomsejt-károsodásban a mitokondriumok funkcionális és morfológiai változásainak is jelentős szerepet kell tulajdonítani. Morfológiai módszerekkel is igazolható, hogy a mitokondriumok a szívizom anyagcsere-folyamatainak fenntartásában és szabályozásában intracelluláris „kalciumpufferként” működnek, és részt vesznek az intracelluláris kalciumszint megváltozott egyensúlyának helyreállításában.

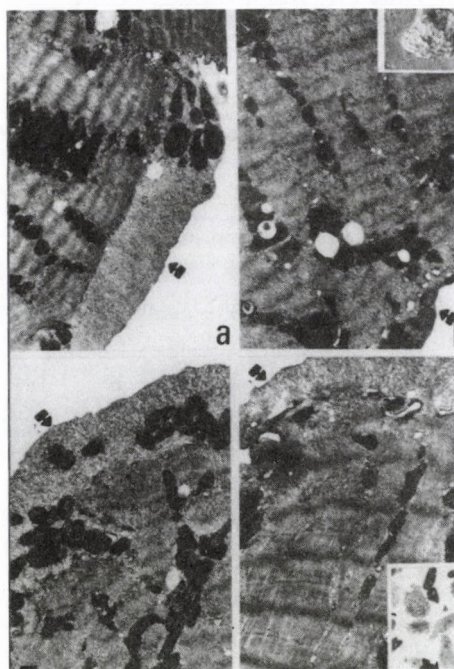
Az elektronmikroszkópos elemanalízis igazolta, hogy a citoplazma tartós Ca^{2+} -túlterhelését követően a mitokondriumokban felhalmozódó kalcium hidroxipatit szemcséket képezhet, ezzel megalapozva a morfológiai károsodás (mechanikus) feltételeit. A Ca^{45} intra-mitokondriális megjelenése csak a sejtkárosodás súlyos nekrozis formájában figyelhető meg.

Az immunfluoreszcens vizsgálataink eredményei alátámasztották azt a feltételezést, hogy digitális-intoxikációban metabolikus kardiomiopátiákhoz hasonlóan szívizomsejt-károsodás alakulhat ki, melyben már a szimpatikus tónusfokozódáshoz társuló adrenerg izgalom is szerepet játszik. A hemodinamikai, termográfias és morfológiai vizsgálatok eredményei bizonyították a szívglikozidok (digoxin®, K-sztrifantozid®) erőteljes vazomotoros aktivitását a koszorúereken, melyek számottevő, közvetlen érszűkítő hatással bírnak. A folyamat független az extrakoronariális (kardiotoxikus) effektustól. A szívglikozid nem kompetitív módon gátolja az adenozinnal előidézhető koszorúér-tágulatot, ugyanakkor a Ca^{2+} -antagonista Verapamil® hatékonyan ellensúlyozza a vazokonstriktor természetű szívglikozidhatást. A szívglikozid *in vivo*, a koszorúerek sima izomsejtjeihez jelentős affinitást mutat. A Ca^{2+} intracelluláris hozzáférhetőségének gátlását, mely a fiziológias koronária-alkalmazkodás (értágulat) előfeltétele, a szívglikozid erőteljesen bénítja. Az ép koszorúér-keringés mellett a szív üregeiben a drog egyenletes eloszlású. A szívizomsejtekhez való kötődéshez hasonló erősségű affinitással bír a koszorúerek simaizom- és endothelsejtje. A LAD lekötésével hevenyen oxigénhiányossá tett szíven a károsított zónán belül igen gyenge, az intakt részeken szokványos, míg a széli zónákban meglepően erős fokú szívglikozid-kötődés tapasztalható. A szívglikozid inhomogén eloszlása a károsított és a széli zóna között hozzájárul a szív aritmia-készségének fokozódásához, megmagyarázva ezzel a károsodott szívizom fokozott szívglikozid-érzékenységet (41, 45, 48).

A szívizomkutatás egyik jelentős módszertani eredményének tekinthető az a felismerés, hogy a szívizomsejtek szinciciális kapcsolata enzimatikus úton széjjelválasztható. Az *in vivo* körülmények közötti közvetlen szívgli-

kozidhatással összefüggő kísérletes toxikológiai vizsgálatokat neurális és hormonális tényezők is befolyásolják. Az izolált szívizomsejtek ezektől a hatásoktól mentesek. A sejtek morfológiai szerkezete és működése az ép sejtekével azonos.

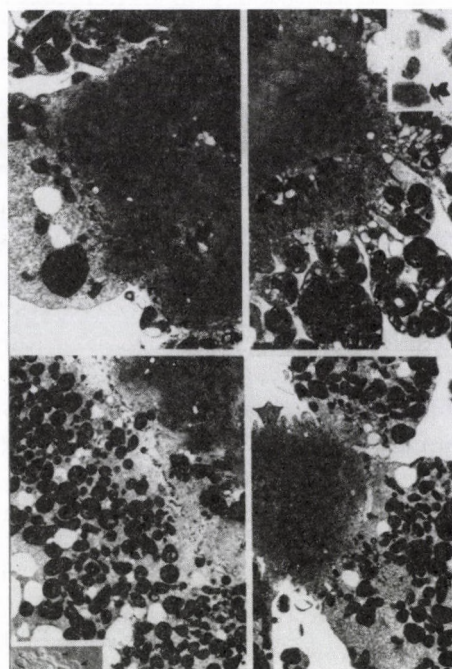
Az izolált szívizomsejtmodellel a citokémia és autoradiográfia módszereivel kapott eredmények is igazolták, hogy a digoxin® pozitív inotróp hatása – terápiás dózistartományban (1,5–2,0 ng/ml) – az intracelluláris Ca^{2+} -koncentrációemelkedésének a következménye. A folyamat első fázisában az extracelluláris térből ugyan megindul a lassú intracelluláris kalciumfelvétel, azonban az intracelluláris tér kalciumkoncentrációjának jelentős növekedés a raktározóhelyekről történő erőteljes Ca^{2+} -felszabadulás következménye. A szubtoxikus digoxin®-dózistartományokban (3,5–4,0 ng/ml) már meg-



5. ábra

Az izolált szívizomsejtek elektronmikroszkópos felvételei fibrilláció (b–d), illetve kontrakció (a–c) jeleit mutatják.

Az elváltozások a Nomarski-felvételen (e) és félvékony metszeten (f) is megfigyelhetők



6. ábra

A hiperkontrahált rostok egynemű kötegeket alkotnak, a hólyagszerűen megnyúlt, majd átszakadt szarkolemma tartalmazza az inter-fibrilláris tér alkotóelemeit (a–b–c–d).

Az j elváltozások a félvékony metszeten (e) és Nomarski-felvételen is (f) jól láthatók

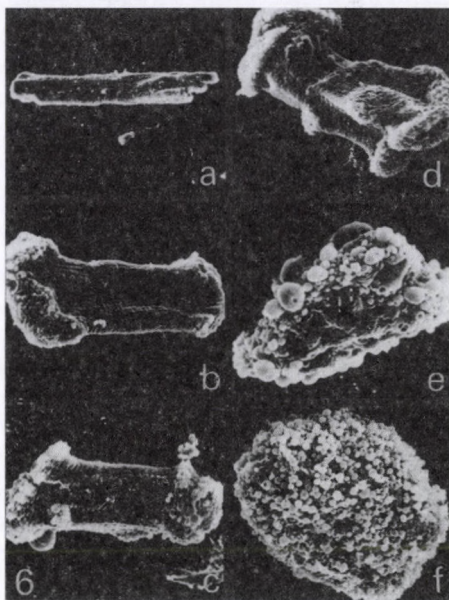
kezdődik a kalcium raktározóhelyekre való visszajutásának gátlása, és ezzel egyidejűleg már a sejtmembránon keresztül is erősödik a Ca^{2+} beáramlása.

A toxikus digoxin®-koncentráció (7,0–8,0 ng/ml) mellett a sejtek egy része fibrillál, majd ún. hiperkontrahált állapotba kerül (5. ábra). A harántcsíkolatot erős denzitású kötegek váltják fel. Az aktin és miozin filamentumok összecsiszának, elszakadnak, a kereszthídkapcsolatuk felbomlik, majd rostszakadás alakul ki szomszédos hiperrelaxált területeken is. A szarkolemma elvékonyodik, megnyúlik, átszakad, vagy azon azzal még kapcsolatban lévő, hólyagszerű kitüremkedések jönnek létre, amelyek a citoplazma kipréselődött sejtalkotóit tartalmazzák (6. ábra).

A mikrohólyagok a citoskeleton lokális sérüléseit reprezentálják, amelyek a hiperkontrakcióhoz társuló, jelentősen megnőtt belső feszülés, membránfelgyűrődés következményeként jönnek létre. A citoplazma szabad Ca^{2+} -tartalmának jelentős növekedésével egyidejűleg a mitokondriumokban fokozott Ca^{2+} -felhalmozódás következik be. A mitokondriumok intracelluláris szabad Ca^{2+} -szintszabályozó képessége, illetve tárolókapacitása kimerül, a kalciumfoszfát felhalmozódását az izolált szívizomsejtekben is a szerkezeti károsodás is követi.

A sejtkárosodás egyes fázisai a pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálattal is jól követhetők (7. ábra).

A membránkárosodás mértéke és a sejt alakjának változása a hiperkontrakció minőségének függvénye is, ami együtt jár a citoszol és az organellek sejtből történő kilökődésével. A jelenség nemcsak elméleti szempontból jelentős, hanem gyakorlati vonatkozású elemzésekre is lehetőséget ad. A göccs szívizomsejt-károsodás hiperkontrakcióval járó formájában a membránkitüremkedések *in vivo* is létrejöhetnek. Az egymás melletti sejtek térbeli kapcsolata ugyan nem teszi lehetővé mindenhol nagyobb hólyagok képződését, a sejtalkotók kilökődését, de az extracelluláris tér felé néző



7. ábra

A pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálattal az egyes szívglükózidkoncentráció-függő szívizomsejt-elváltozástípusok (a–b–c–d–e–f) határozottan elkülöníthetők egymástól

sejtsorban adottak hasonló típusú elváltozások kialakulásának lehetőségei. A mélyebb sejtrétegben a hiperkontrahált sejtszomszédokkal szomszédos sejtek a térbeli alakváltozás kialakulását meggátolhatják, kiegyenlíthetik, de azokat ezzel egyidejűleg ún. „mechanikus” mikrotraumák érhetik.

A szívglikozidokat mint a szív kontrakciós erejét fokozó szereket több mint 200 éve eredményesen használják a szívelégtelenség különböző típusainak és szövödményeinek kezelésében. Alkalmazásukkal kapcsolatban napjainkig számos vita zajlott le. A pontos hatásmechanizmusukat illetően éppen azok többrétűsége miatt vannak még tisztázatlan kérdések, mint pl. a kalcium intracelluláris szintjének emelkedéséért felelős folyamatok pontos molekuláris mechanizmusa. A terápiás és toxikus dózistartomány szűk határai a betegek nagyon változó glikozidérzékenysége ellenére az egyénre szabott szívglikozid-adagolás napjainkban is a pangásos szívkontrakciós erejét fokozó szerekek között továbbra is fontos szerepet játszik.

A szívglikozidokkal kapcsolatos kutatások az alap- és a klinikai orvostudomány területén változatlan érdeklődésre tarthatnak számot. Méltán jósolta meg Szent-Györgyi Albert 1953-ban, amikor a következőket írta. „Nem lepődhetünk meg, ha bármilyen sejtben digitaliszszerű anyagot fogunk találni. A digitalisz-szívglikozidok – ha szabad ezt mondanom – nem gyógyszerek, hanem szervezetünk egy hiányzó anyagának helyettesítői, amelyeknek fő szerepük van a legfontosabb élettani szabályozások egyikében.” (53)

Irodalom

- (1) Akera, T.: Method for studying digitalis receptor Na^+ - K^+ -ATP-ase and sodium pump activity in heart membranes and myocardium. In *Methods in Studying Cardiac Membranes*. (Ed) Dhalla, N. S. CRC Press. Inc., 1984, Boca Raton Florida
- (2) Buckalex, V. M., Gonick, H. C.: Summary of a symposium on natriuretic and digitalislike factor. *Clin. Exp. Hypertension*, 1998, 20 (5–6), 481–488.
- (3) DeWardener, H. E., Mills, I. H., Clapham, W. G., Hayer, C. J.: Studies on the efferent mechanism of the sodium diuresis which follows the administration of intravenous saline in the dog. *Clin. Sci.*, 1961, 21, 249–258.
- (4) Garg, R., Gorlin, R., Smith, T., Yusuf, S.: The effect of digoxin on mortality and morbidity in patients with heart failure. *N. Engl. J. Med.*, 1997, 329, 1–7.
- (5) Geyer, G., Makovitzky, J.: Erythrocyte membrane topo-optical staining reflects glycoprotein conformational changes. *J. Microsc (Oxford)*, 1980, 119, 407–414.
- (6) Goldin, A. G., Safa, A. R.: *Digitalis and Cancer*. Lancet, 1984, 68, 1134.
- (7) Goodfraind, T.: Subclassification of cardiac glycoside receptors. *Basic Res. Cardiol.*, 1984, 79 (1), 27–34.

- (8) Grell, E.: *Molekular Mechanismen des Ionentransports durch Meinbranen*. Planck Gesellschaft. Jahrbuch. Verlag Vandenhock Rupprecht, 1986, Göttingen
- (9) Hajós, F., Kerpel-Fronius, S., Sótónyi, P.: The ultrastructural demonstration of mitochondrial ATP-ase activity by the ATP-dependent accumulation of Ca^{++} . *Histochemistry*, 1974, 40, 89–95.
- (10) Hamlyn, J. M., Blaustein, M. P., Bova, S., DuCharme, D. W., Harris, D. W., Mandel, F., Mathews, W. R., Lundens, J.: Identification and characterization of an ouabain-like compound from human plasma. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1191, 88, 6259–6263.
- (11) Hauptmann, P. J., Kelly, R. A.: Digitalis. *Circulation*, 1999, 99 (9), 1265–1270.
- (12) Hauptmann, P. J., Garg, R., Kelly, R. A.: Cardiac glycosides in the next millennium. *Prog. Cardiovasc. Dis.*, 1999, 41 (4), 247–254.
- (13) Hegyváry, C.: Covalent labeling of the digitalis-binding component of plasma membrane. *Mol. Pharmacol.*, 1975, 11, 588–594.
- (14) Johansson, S., Lindholm, P., Gullbo, J., Larsson, R., Bohlin, L., Claeson, P.: Cytotoxicity of digitoxin and related cardiac glycosides in human tumor cels. *Anti-Cancer, Drugs.*, 2001, 12 (5), 475–483.
- (15) Jørgensen, P. L.: Mechanism of the Na^+K^+ pump, protein structure and conformations of the pure $(\text{Na}^+ + \text{K}^+)\text{-ATPase}$. *Biochem. Biophys. Acta*, 1982, 964, 27–68.
- (16) Kasturi, R., Yuan, J., McLean, L. R., Margolies, M. N., Ball, W. J.: Identification of model cardiac glycoside receptor: comparison with $\text{Na}^+\text{K}^+\text{-ATPase}$. *Biochemistry*, 1998, 37 (19), 6658–6666.
- (17) Kasturi, R., McLean, L. P., Margolies, M., Ball, W. L.: High affinity anti-digoxin antibodies as model receptors for cardiac glycosides. Comparison with Na^+ , $\text{K}^+\text{-ATPase}$. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1997, 834, 634–636.
- (18) Kawamura, A., Guo, J., Itagaki, Y., Bell, C., Wang, Y., Hauptert, G. T., Magil, S., Gallagher, R. T., Berova, N., Nakanishi, K.: On the structure of endogenous ouabain. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1999, 96 (12), 6654–6659.
- (19) Kren, V., Martinkova, L.: Glycosides in medicine. The role of glycosidic residue in biological activity. *Current Med. Chem.*, 2001, 8 (11), 1303–1328.
- (20) Liu, J., Tian, J., Haas, M., Shapiro, J. I., Askari, A., Xie, Z.: Ouabain interaction with cardiac $\text{Na}^+\text{K}^+\text{-ATPase}$ initiates signal cascades independent of changes in intracellular Na^+ and Ca^+ concentrations. *J. Biol. Chem.*, 2000, 275 (36), 27838–27844.
- (21) Makovitzky, J.: Polarization optical analysis of blood cell membranes. *Progr. Hystochem Cytochem.*, 1984, Vol. 15.
- (22) Middleton, D., Rankin, S., Esmann, M., Watts, A.: Structural insight into the binding of cardiac glycosides to the digitalis receptor revealed by solid-state NMR. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, 97 (25), 13602–13607.
- (23) Miura, T., Kojima, R., Suigura, Y., Takatsu, F., Suzuki, Y.: Effect aging on the incidence of digoxin toxicity. *Ann. Pharm. Ther.*, 2000, 34 (4), 427–532.

- (24) Németh, Á., Bayer, E., Fischer, J., Sótónyi, P.: Cytochemical demonstration of cardiac glycosides in the heart muscle tissues using lectins and Aldehyde-Bisulfite-Toluidine Blue (ABT) reaction. *Lectins*, 1985, 110–115.
- (25) Post, R. L., Merritt, C. R., Kinsolving, C. R., Albright, C. D.: Membrane adenosinetriphosphatase as participant in the active transport of sodium and potassium in human erythrocyte. *J. Biol. Chem.*, 1960, 235, 1796–1802.
- (26) Repke, K. R. H.: On the mechanism of energy release, transfer and stilization in the Na, K-ATPase transport work: old ideas and new findings. In Carafoli, E., Scarpa, A. (Eds): Transport ATP-ases. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1982, 402, 272–286.
- (27) Repke, K. R. H., Schönfeld, W.: Na⁺/K⁺-ATP-ase as the digitalis receptor. *Trends Pharmacol. Sci.*, 1984, 5, 393–397.
- (28) Rich, M. V., McSherry, F., Williford, W. O., Yusuf, S.: Effect of age on mortality, hospitalization and response to digoxin in patients with heart failure: the DIG study. *J. Am. Coll. Cardiol.*, 2001, 38 (3), 806–813.
- (29) Romhányi Gy.: Topooptikai reakciók és szerepük a biológiai ultrastruktúra-kutatásban. *Értekezések–Emlékezések*, Akadémia Kiadó, Budapest, 1988.
- (30) Schatzmann, H.: Herzglycoside als Hemmstoffe in den aktiven Kalium und Natrium Transport durch die Erythrocytenmembran. *Helv. Physiol. Pharmacol. Acta.*, 1953, 1, 346–354.
- (31) Skou, J.: Further investigations on a Mg⁺⁺ + Na⁺ activated adenosine triphosphatase possibly related to the active linked transport of Na⁺ and K⁺ across the nerv membrane. *Biochim. Biophys. Acta*, 1960, 42, 6–11.
- (32) Somogyi, E., Sótónyi, P.: Data to the electron microscopic demonstration of ATP-ase. *Acta Histochem.*, 1969, 34, 70–85.
- (33) Somogyi, E., Bujdosó, Gy., Sótónyi, P.: Electron microscopic histochemical examination of potassium-sodium-dependent myocardial ATP-ase activity. *Acta Histochem.*, 1971, 40, 64–72.
- (34) Somogyi B., Sótónyi P.: A jelzett gátlók alkalmazásának lehetőségei az elektronmikroszkópos citokémiában. *Orvostudomány*, 1975, 26.
- (35) Somogyi, E., Sótónyi, P.: Electron mikrosopic demonstration of enzyme means of labelled inhibitors. *Acta Histochem.*, 1976, 17, 331–336.
- (36) Somogyi J.: A plazmamembran Na⁺ + K⁺-adenozintrifoszfátázának szerepe az egyértékű kationok aktív transzportjában. In Csaba, Gy. (szerk.): *A biológia*. Medicina Könyvkiadó, Budapest, 1980, 19, 9–81.
- (37) Sótónyi, P., Somogyi, E., Dávid, H., Marx, L.: Autoradiographic and electron microscopic studies wirt IH-ATP on the function of mitochondria. *Histochemistry*, 1972, 32, 67–73.
- (38) Sótónyi, P., Somogyi, E., Kerényi, N. A.: Use of neodymium nitrate in electron microscopic histochemical demonstration of ATP-ase. *Histochemistry*, 1974, 42, 265–269.
- (39) Sótónyi P.: A citomembránok ATP-áz aktivitásának elektronmikroszkópos citokémiai vizsgálata. *MTA Orv. Oszt. Közl.*, 1976, 19, 301–323.

- (40) Sótonyi, P., Somogyi, E., Kerényi, N. A.: Use of chelators in the electron microscopic detection of mitochondrial adenosine triphosphatase. *Acta Histochem.*, 1976, 55, 14–18.
- (41) Sótonyi P., Juhász-Nagy, S., Somogyi E.: K-sztofantomid közvetlen koronária hatásának kimutatása: morfológiai és funkcionális vizsgálatok in situ kutyaszíven. *Orvostudomány*, 1982, 33, 239–259.
- (42) Sótonyi, P., Kerényi, N., Somogyi, E.: A new method for cytochemical demonstration of calcium in heart muscle. *Histochemistry*, 1982, 75, 425–436.
- (43) Sótonyi, P., Somogyi, E.: Cytochemical demonstration of the molecular forms of cardiac glycosides in the heart muscle. *Acta Histochem.*, 1983, 72, 117–122.
- (44) Sótonyi, P., Somogyi, E.: Comparative topooptical investigation of cardiac glycoside localization. *Int. J. Leg. Med.*, 1983, 90, 87–94.
- (45) Sótonyi, P., Juhász-Nagy, S.: Effect of cardiac glycosides on the coronaries: physiologic and morphologic studies in the dog heart. *Acta Physiol. Acad. Sci. Hung.*, 1984, 63, 153–160.
- (46) Sótonyi, P., Somogyi, E., Keller, É.: Topooptical study of membrane bounded cardiac glycoside localization. *Histochemistry*, 1985, 36, 82–85.
- (47) Sótonyi, P., Somogyi, E.: Electron microscopic autoradiographic study of heart muscle calcium in experimental cardiac glycoside poisoning. *Acta Morph. Acad. Sci. Hung.*, 1985, 33, 203–209.
- (48) Sótonyi P., Juhász-Nagy S.: Szívglikozidkötés és szívglikozidhatás experimentális vizsgálata az intakt és ischémiás szívkoszorúér-keringésben. *Orv. Hetil.*, 1987, 108, 2403–2407.
- (49) Sótonyi, P., Somogyi, E., Rajs, J., Sundberg, M., Andersson, B.: Immunfluorescence demonstration of digoxin in human myocardial tissue and isolated rat cardiac myocytes with monoclonal antibodies. *Forensic Sci. Internat.*, 1990, 47, 157–163.
- (50) Sótonyi, P.: Cardiac glycoside injury of isolated cardiac myocytes. In *Herausforderungen an die Rechtsmedizin*. Rothscild, Berlin, 2000, 61–80.
- (51) Stenkwiist, B.: Is digitalis a therapy for breast carcinoma? *Oncology Rep.*, 1999, 64 (3), 493–496.
- (52) Stenkwiist, B., Bengtsoon, G., Eklung, G.: Evidence of a modifying influence of heart glycoside on the development of breast cancer. *Anal. Quant. Cytol.*, 1980, 2, 49–56.
- (53) Szent-Györgyi, A.: *Chemical Physiology of Contraction in Body and Heart Muscle*. Academic Press, New York, 1953.
- (54) Szinay, Gy., Sótonyi, P.: Morphological date to anticoagulants of rare heart metal type. *Acta. Med. Legal.*, 1968. *Suppl. Int. Acad. Leg. Med.* 7th. Congr. 297–300.
- (55) Szinay, Gy., Varga, T.: Experimental glomerulopathy due to rare metal complex. *Acta Morph. Acad. Sci. Hung.*, 1973, 14, 110–116.
- (56) Taylor, K. A., Mullner, N., Pikula, S., Dux, L., Peracchi, C., Varga, S.: Electron microscope observations on Ca^{++} -ATPase microcrystals in detergent-solubilized sarcoplasmic reticulum. *J. Biol. Chem.*, 1988, 263, 5287–5294.

- (57) Wang, J., Velotta, J. B., McDonough, A. A., Farley, R. A.: All human Na⁺/K⁺-ATPase alpha-subunit isoforms have a similar affinity for cardiac glycosides. *Am. J. Physiol. Cell. Physiol.*, 2001, 281 (4), 1336–1343.
- (58) Williamson, K. M., Thrascher, K. A., Fulton, K. B., LaPointe, N. A., Dunham, G. D., Patterson, J. H., Cooper, A.: Digoxin toxicity: An evaluation in current clinical practice. *Arch. Int. Med.*, 1988, 158 (22), 2444–2449.
- (59) Withering, W.: *An account of the Foxglove and some of its medical use: With-practical remarks on dropsy and other diseases*. Swinney, Birmingham, 1785.
- (60) Yanuka, Y., Hallag, M., Heller, M.: Binding sites for ouabain in human and rat heart cells. *Basic Res. Cardiol.*, 1984, 79 (1), 44–49.

Vécsei László

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

ENDOGEN NEUROPROTEKCIÓ NEUROLÓGIAI KÓRKÉPEKBEN ÉS KÍSÉRLETES MODELLJEIKBEN

Elhangzott 2001. október 25-én

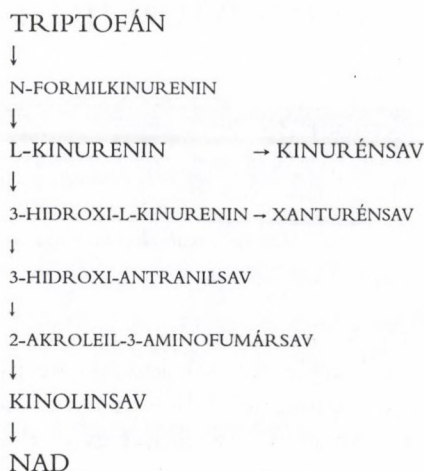
*„Elméleteket csak tényekre szabad építenünk.”
(Sántha Kálmán ideggyógyász professzor, 1903–1956)*

A neurológiai kórképek differenciáldiagnózisa során a fizikális vizsgálat (neurológiai status) alapján tudunk következtetni a károsodás lokalizációjára. A lézió jellegének megítélésében pedig elsősorban a kórelőzményi adatok pontos ismerete segít. Az elmúlt évtized kutatási eredményei alapján bebizonyosodott, hogy számos neurodegeneratív kórkép kialakulásában hasonló patobiokémiai tényezők valószínűsíthetők. Vizsgálatainkban endogén neuroprotektív folyamatokat (kinurenin- és redox-rendszerek) tanulmányoztunk neurológiai kórképekben és kísérletes modelljeikben.

A kinurenin-rendszer: excitotoxicitás és neuroprotekción

A Huntington-betegség autoszomálisan öröklődő (kromoszóma 4p16.3), neurodegeneratív kórkép. A legfontosabb tünetei a choreiform mozgások, a személyiség változása és a demencia. A Szegedi Biológiai Központ Gene-

tikai Intézetével együttműködve végzett vizsgálataink során a Huntington-kórban szenvedő betegeinknél a CAG trinukleotid-ismétlődés 37–70 között változott (median: 43). Ezzel szemben adataink szerint egészségeseknél a trinukleotid-ismétlődés 10–36 között volt (median: 18). Martin és Nemeroff munkacsoportjai több mint másfél évtizede igazolták, hogy a Huntington-betegségben elhunyt páciensek nucleus caudatusában jelentős szomatosztatin koncentráció-növekedés van. A '90-es évek elején végzett neurokémiai vizsgálatok arra utaltak, hogy a humán agy kinurenin-anyagcseréjének zavara valószínűleg szerepet játszhat a kórkép kialakulásában és a talált neurokémiai (szomatosztatin- és más neuropeptid-koncentráció) változásokban. A kinurenin a triptofán nikotinamid-adenin-dinukleotiddá (NAD) történő metabolizmusának egy intermedier komponense (1. ábra).



1. ábra

Triptofán-kinurenin metabolizmus

A kinurenin átlagos koncentrációja mind a rágcsáló-, mind pedig a humán agyban 1 mikromól körüli. A kinurenin iránti érdeklődés azóta nőtt meg jelentősen, hogy két metabolikus termékéről, a kinurénsavról és a kinolinsavról bebizonyosodott, hogy antagonistaként, illetve agonistaként hatnak az excitatórikus receptorokon (1. táblázat; 2. ábra).

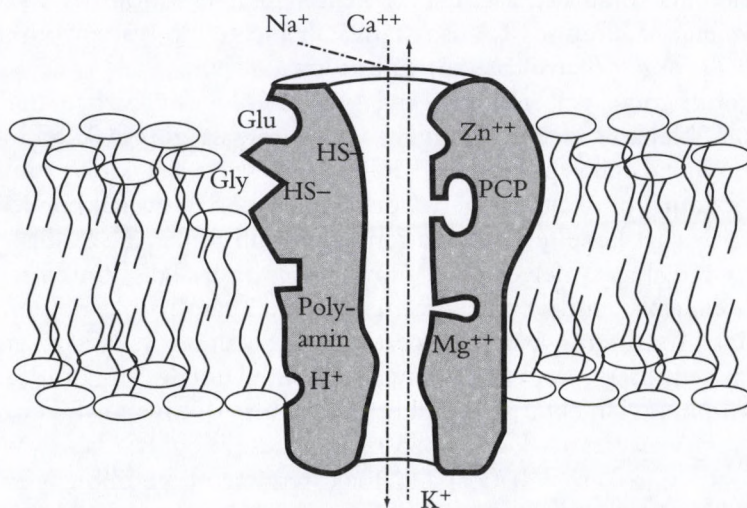
Így a kinurenin-anyagcsere zavara lényeges lehet az excitációs hatás és következményes szelektív neurodegeneráció létrejöttében. Ezen feltételezésekből kiindulva az alábbi kérdéseket tanulmányoztuk:

A Huntington-betegség klasszikus modelljeként ismert striatális kainsavval injektált kísérleti állatok neurokémiai, neurológiai és magatartás-farmakológiai paramétereit összehasonlítottuk a kinolinsav lokális adását követően megfigyelt változásokkal.

A kinurenin, illetve elsősorban az analógjai potenciális farmakonnak tűnnek neurológiai kórképek kezelésében. Ezért azt tanulmányoztuk, hogy a kinurenin perifériás adását követően hogyan befolyásolják a kísérleti állatok neurológiai statusát, valamint a kainsav kiváltotta epilepsziás gör-

1. táblázat
Glutamátreceptor-család. Az egyes receptorok és azok alegységei

NMDA	Ionotróp		Metabotróp		
	Non-NMDA		1. csoport	2. csoport	3. csoport
	AMPA	kainát			
NR1	GluR1	GluR5	mGluR1 _{a,b,c,d}	mGluR2	mGluR4 _{a,b}
NR2A	GluR2	GluR6	mGluR5 _{a,b}	mGluR3	mGluR6
NR2B	GluR3	GluR7			mGluR7 _{a,b}
NR2C	GluR4	KA1			mGluR8
NR2D		KA2			



Glu: glutamátkötő hely, Gly: glicinkötő hely, PCP: fenciklidinkötő hely

2. ábra
Az NMDA receptor sémás rajza

csöket. Vizsgáltuk továbbá a perifériásan adott kinurenin központi idegrendszerben történő akkumulációját, valamint a kinurénsavvá való metabolizmusát (dózis- és idő-hatás összefüggések).

Összehasonlítottuk az oldalsó agykamrába injektált kinureninnek és a kinurénsavnak a magatartás-farmakológiai hatásait. A mechanizmus pontosabb felderítése végett a sztrichnin-inszenzitív glicin receptor agonista D-szerinnel történt előkezelés után is megvizsgáltuk a kinurénsav kiváltotta sztereotípiá és ataxia jelenségét. Tanulmányoztuk továbbá a kinurenin és a kinurénsav passzív és aktív elhárító magatartást befolyásoló hatásait is.

Vizsgáltuk, hogy a perifériásan adott probenecid (organikus savak membrántranszportját gátló farmakon), kinurenin és kombinációjuk hogyan befolyásolja az NMDLA és pentilén-tetrazol kiváltotta görcsjelenségeket.

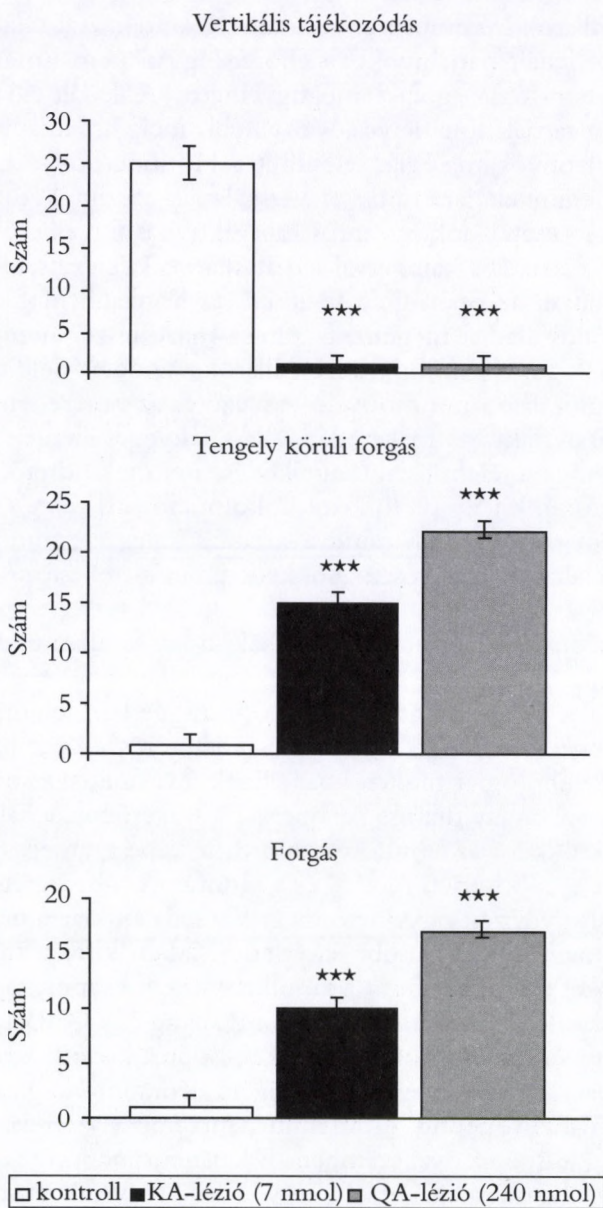
Klinikai programban tanulmányoztuk, hogy a probenecid orális adagolását követően hogyan változik a Parkinson- és Alzheimer-kórban szenvedő betegek agyfolyadékában a kinurénsav koncentrációja.

A komplex IV gátló nátrium-azid rágcslókba történő injektálását követően értékeltük a kinurenin-amino-transzferáz I immunreaktivitás- (KAT-I-IR) megoszlását. Felmerült ugyanis a kérdés, hogyan befolyásolja az intracelluláris energiaháztartás zavara a kinurénsav szintézisét végző KAT immunreaktivitását és szöveti (celluláris) megoszlását.

Kísérleteink során a striatumba injektált kainsav és kinolinsav a kontralaterális végtagok klónusos-tónusos rángásait idézte elő, és epizodikus tengely körüli forgást (barrelrotáció) váltott ki (3. ábra).

Ez utóbbi gócjel pár óráig viszonylag stabil és így megbízhatóan értékelhető volt. Néhány szerző a tengely körüli forgást görcsnek tekinti, míg mások nem találtak epilepsziás EEG-működészavart a klór-promazin és szomatosztatin indukálta tengely körüli forgáskor. Ugyanakkor Marranes és Wauquier azt közölték, hogy a tengely körüli forgás és az elülső végtag klónusos rángásai, amelyek 3–6 órával az intrastriatális kinolinsav adása után észlelhetők, antikonvulzív farmakonokkal gátolhatók, de nem befolyásolják a Huntington-betegség kezelésében alkalmazott gyógyszerek. Érdemes megemlíteni, hogy a kainsavlézió kontralaterális forgást idézett elő, míg a kinolinsav-injektálást mindkét irányú forgás követte. Elképzelhető, hogy a forgó magatartás különböző megjelenése mögött a két excitotoxin különböző neurokémiai hatásai állhatnak (részletesen később).

Korábbi striatális kainsav és iboténsav excitotoxinnal ledált állatokkal végzett neurológiai vizsgálatok azt bizonyították, hogy a lézió egyik legjellemzőbb következménye az állatok fokozott éjjeli aktivitása, viszonylag normális napi aktivitás mellett. Sanberg és munkatársai a striatális kinolin-



3. ábra

Az egyoldali (bal) striatumba injektált kainsav és kinolinsav indukálta neurológiai gócjelek

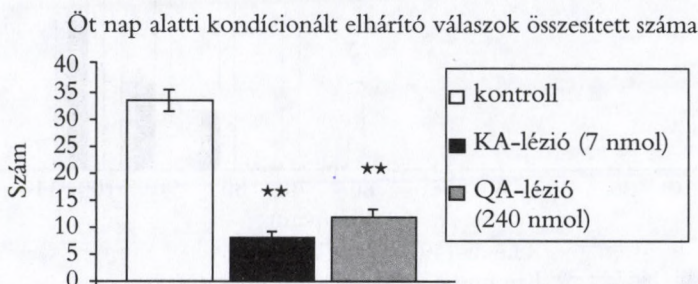
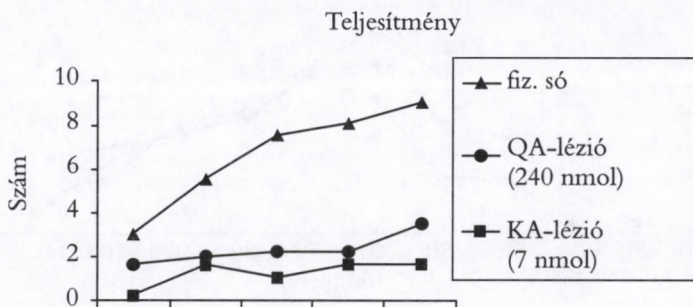
savval kezelt állatok lokomotoros zavarait értékelték. Azt találták, hogy az excitotoxinnal ledált patkányokban chorea ugyan nem ismerhető fel, de egy sajátos neurológiai gócjel megfigyelhető. A ledált állatok ugyanis hosszabb ideig tartják fölemelve (és rövidebb ideig a padkához érintve) a lábukat. Ez bizonyos analógiát jelenthet a Huntington-kórban szenvedő betegeknel megfigyelt járástípussal. Vizsgálataik szerint kétoldali striatális kinolinsav-lézió esetén lokomotoros hiperaktivitás figyelhető meg. Kísérleteink során a striatális kainsavval ledált állatok kifejezettebb explorációs aktivitást mutattak az open-field tesztben, és hosszabb időt töltöttek el a kísérleti periódus alatt a megemelt „plussz-maze teszt” nyitott karjaiban, mint a kontroll- vagy kinolinsavkezelte állatok. Az open-field tesztben az új környezet explorálása mint motiváló tényező és az ismeretlentől való félelem mint averzív faktor a magatartási válasz lényeges elemei. Ezen adatok arra utalnak, hogy a félelmi szint emelkedése nem tekinthető oki tényezőnek az excitotoxin kiváltotta fokozott lokomócióban.

Az aktív elhárító tesztben mind a striatális kainsav-, mind pedig a kinolinsavledált állatok jelentősen csökkent tanulási teljesítményt mutattak (4. ábra).

Azok az eredmények, amelyek igazolják, hogy tanulási és memóriadeficit van Huntington-kórban és kísérletes modelljeiben, és e jelenség kapcsolatban lehet a striatális patológiával, összefüggésben lehetnek azokkal a megfigyelésekkel, amelyek a caudatus és putamen szerepét hangsúlyozzák a komplex pszichológiai funkciókban. Ezek a deficitiek a striatális transplantációval részben javíthatók. Az operációt követően a ledált állatok átlagos testsúlya csökkent az álműtött csoporthoz képest, amely tovább erősíti a párhuzamot ezen kísérleti modell és a Huntington-betegség között, ahol hasonlóan testsúlydeficit figyelhető meg. Vizsgálataink arra utalnak, hogy a kainsavledált rágcsálók a legtöbb kísérleti tesztben kifejezettebb neurológiai változásokat mutattak, mint a kinolinsavkezelte csoport tagjai. Ez a különbség annak ellenére jelen volt, hogy a P anyag és a GABA depléciónak között nem volt számottevő különbség a két csoport között. Számos tényező tehető azonban felelőssé ezért a jelenségért. Korábbi vizsgálatok szerint a szomatosztatin-neuropeptid Y-tartalmú neuronok viszonylag rezisztensek az NMDA-agonista lézióval szemben. E két neuropeptid jelentősen befolyásolhatja az állatok magatartását. Egy másik tényező, amelynek fontos szerepe lehet, hogy lokális kainsav adását követően más agyi régiókban „távoli” léziók jelenhetnek meg. Elképzelhető tehát, hogy a kainsav injekcióját követően észlelt kifejezettebb, kevésbé specifikus neurokémiai lézió felelős a markánsabb neurológiai gócjelekért.

A kinurénsav kinolinsavval együtt injektálva neuroprotektív hatást fejt ki különböző agyi régiókba, mint például a striatumba. A kainsav perifériás adása görcsök kialakulásához vezet. Az excitotoxin indukálta „nedveskutyá-rázkódás” (WDS) a progresszív limbikus görcsnek egy kezdeti stádiuma. A kainsav indukálta neurotoxicitás korrelál a görcs erősségével. A kinurenin (különösen ismételt injekciók után) kis fokban gátolta a kainsav indukálta görcsöt (3-as fokozat) (5. ábra).

Egy másik kísérleti sorozatban azt tanulmányoztuk, hogy az oldalsó agykamrába adott kinurenin vagy kinurénsav milyen neurológiai gócjeleket vált ki. A kinurénsav ugyanis antagonistá hatású mind a glicin-alloszterikus kötőhelyen, mind pedig az NMDA receptor komplex agonista kötőhelyén, illetve lényegesen nagyobb koncentrációban a nem-NMDA receptorokon (1. táblázat; 2. ábra). Moroni és munkatársai legújabb eredményei pedig azt igazolják, hogy preszinaptikus kinurénsav-szenzitív receptorok gátolják a glutaminsav felszabadulását. A fenciklidin (PCP), egy nem-kompetitív NMDA receptor antagonistá, sztereotíp gócjeleket és ataxiát vált ki kísérleti állatokban az oldalsó agykamrába történt injektálást kö-

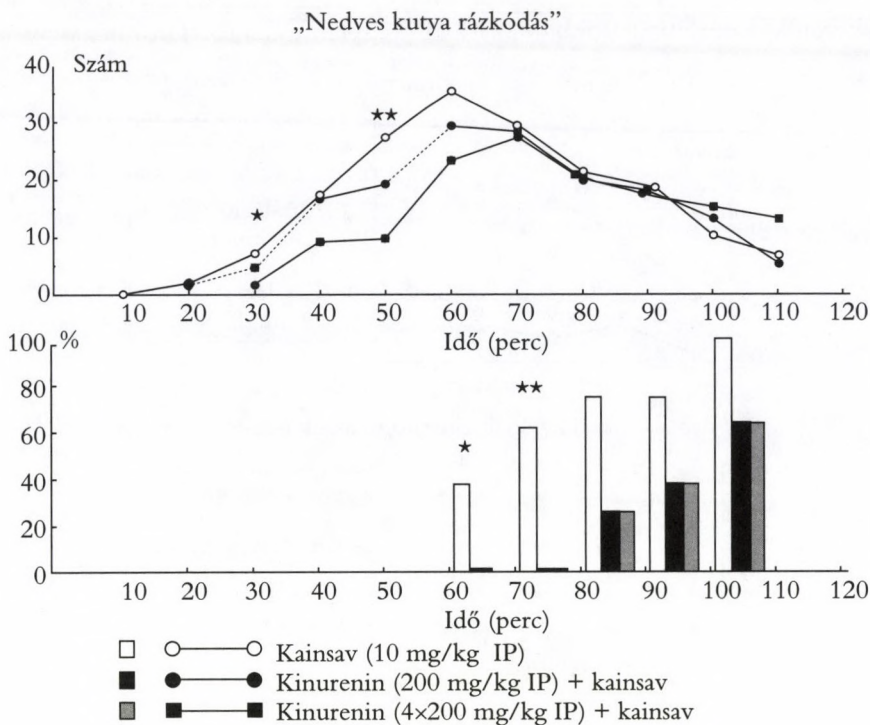


4. ábra

A striatális kainsavval, illetve kinolinsavval kezelt állatok tanulási teljesítménye az aktív elhárító tesztben

vetően. A fenti adatok alapján összehasonlítottuk az agykamrába adott kinureninnek és agyi metabolitjának, a kinurénsavnak a hatását. Azt is tanulmányoztuk, hogy a D-szerin, a sztrichnin-inszenzitív glicinkötő-hely agonistája, képes-e befolyásolni a kinurénsav indukálta neurológiai gócjeleket. A kinurénsav dózisfüggően exploráció-csökkenést, ataxiát és sztereotíp magatartást indukált, míg az ugyanolyan moláris dózisban adott kinurenin csak kisfokú neurológiai gócjeleket váltott ki, legalábbis az alkalmazott 0,1 és 0,2 mikromól dózisban. Ez azt jelenti, hogy a kinurenin kinurénsavvá történő metabolizmusának sebessége nem elégséges ahhoz, hogy jelentős neurológiai gócjelek lépjenek fel. Vizsgálataink során a D-szerin részben gátolta, de nem védte ki a kinurénsav indukálta neurológiai gócjeleket, amikor a kezelés az oldalsó agykamrába történt (6. ábra).

Azért választottuk a D-szerint, mert – szemben a glicinnel – kis affinitása van a glicinfelvételi helyhez és a sztrichninszenzitív glicinreceptorokhoz, de az NMDA-komplexhez erősen kötődik. A hatás összefügghet a kinu-

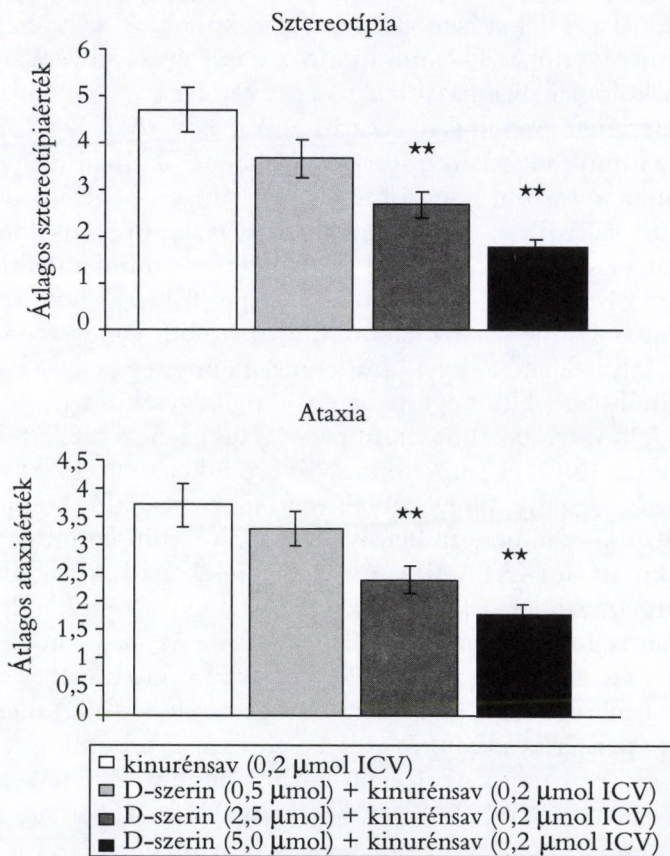


5. ábra

A kinurenin-előkezelés hatása a kainsav indukálta görcsökre

rénsav NMDA-komplex alloszterikus kötőhelyéhez való fiziológiás affinitásával. Nagyobb dózisokban azonban a kinurénsav blokkolja az NMDA-kötőhelyeket is, amely megmagyarázza, hogy a D-szerin nem képes teljes gátlást előidézni.

Tanulmányoztuk továbbá azt is, hogy a kinurenin, illetve a probenecid hogyan befolyásolja a pentiléntetrazol és NMDLA indukálta görcsöket egerekben. Az intraperitoneális kinureninkezelést követően a pentiléntetrazol indukálta görcsök és mortalitás később jelentek meg, mint a kontrollcsoportnál. A probenecid, amely vizsgálataink szerint gátolja az agyból történő kinurenin- és kinurénsav-kiürülést, szintén gátolta a pentiléntetrazol indukálta görcsöket és kisebb effektivitással az NMDLA kiváltotta epilep-



6. ábra

A D-szerin-kezelés hatása a kinurénsav indukálta sztereotípiára és ataxiára

sziás jelenségeket is. A probenecid potenciózta a kinurenin hatását ezen tesztekben. Vizsgálataink arra utalnak, hogy a kinurenin (feltételezhetőleg kinurénsavvá metabolizálódva) antikonvulzív hatással rendelkezik, és a probenecid fokozza ezt az effektust. A perifériásan adott kinurenin dózis-hatás összefüggésben növelte a plazma, valamint a striatum és az agykéreg kinurenin koncentrációját. Ezzel párhuzamosan a kinurénsavszint jelentősen emelkedett. Amikor az állatokat naponta ismételten kinureninnel kezeltük, a plazmában, illetve az idegrendszerben (hipotalamuszban, striatumban) mért kinurenin koncentrációnövekedés fokozatosan csökkent. Elképzelhető, hogy ismételt nagy dózisú kezelést követően a kinurenin egyre nagyobb sebességgel ürül ki a szervezetből. Lehetséges azonban, hogy a probenecid és kinurenin együttes adása egy potenciális terápiás kombináció alapja lehet neurodegeneratív kórképek kezelésében. Legújabb adataink szerint az L-kinurenin fokozta az agykérgi vérátáramlást. Ez újabb farmakológiai alkalmazás lehetőségét veti fel.

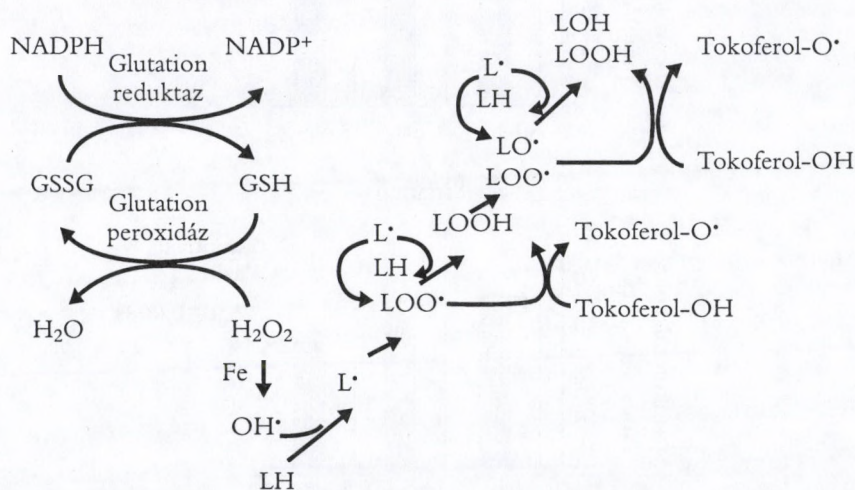
Fent ismertetett preklinikai vizsgálatainkat követően Dr. John Growdonnal együttműködve Parkinson- és Alzheimer-kórban szenvedő betegeknél tanulmányoztuk, hogy ismételt perorális probenecid adását követően hogyan változik az agyfolyadékban mért kinurénsav-koncentráció. A farmakon adását követően mind az Alzheimer-, mind a Parkinson-kórban szenvedő betegeknél négyszeresére (szignifikánsan) nőtt az agyfolyadék kinurénsav szintje. Ez azt jelenti, hogy perorális gyógyszer adásával jelentősen befolyásolható az agyi kinurénsav-mennyiség.

A közelmúltban a Huntington-betegség transzgenikus egér-modelljében (Bates-modell) igazolták, hogy komplex IV deficiencia mellett emelkedett nitrogén-oxid- (NO) és szuperoxidgyök-produkció van. Ezért kísérleti állatokban azt vizsgáltuk, hogy az elektrontranszport-gátló (komplex IV inhibitor) nátrium-azid hogyan befolyásolja a kinurenin-amino-transzferáz-I immunreaktivitását (KAT-I-IR). Az azid só injektálását követően intracelluláris energiazavar lép fel. Ez részben összefügg a mitokondrium belső membránján zajló elektrontranszport gátlásával. Az azid gátolja továbbá a katalázaktivitást, s így a sejt a hidrogén-peroxidot kisebb sebességgel tudja eliminálni. Ismert az is, hogy az azid nitrogén oxiddá (NO) metabolizálódik. A toxin perifériás adását követően a gliálisan expresszált KAT-I-IR jelentősen csökkent, míg a neuronális enzim-immunreaktivitás számos agyi régióban (striatum, CA1, CA2, CA3, cortex) emelkedett. A KAT-I-IR celluláris átrendeződése valószínűleg a sejten belüli energiazavar következtében fellépő másodlagos excitotoxicitással szembeni védekezéssel lehet összefüggésben.

Az eddig elmondottakat kiegészítve, az 1970-es évek elejétől neuropeptidek sorát izolálták a központi idegrendszerből. A világ számos laboratóriumában komoly erőfeszítések történtek, hogy tisztázzák e peptidek agyi megoszlását és funkcióját. Ezzel párhuzamosan az excitotoxinokkal (így a kinolinsavval) végzett kutatások rávilágítottak arra, hogy e molekulák szelektív károsodásokat előidézve az idegrendszerben, jelentősen közrejátszanak az egyes kórképekben észlelt peptidváltozásokban, illetve a neurológiai tünetek létrejöttében. Így az agyi kinurenin-rendszer befolyásolása potenciális terápiás lehetőségnek kínálkozik a neurodegeneratív kórképek kezelésében.

Redox-rendszerek és neuroprotekció

Bebizonyosodott az, hogy az intracelluláris energiaháztartás zavara, különösen az elektrontranszportban fontos szerepet játszó komplexek aktivitáscsökkenése, közrejátszik a neurodegeneratív kórképekben megfigyelt léziók kialakulásához. Saját, előbb bemutatott vizsgálataink igazolták, hogy a komplex IV-gátlás jelentős KAT-I-IR-átrendeződést eredményez. A szervezetben (és így az agyban is) egymással szoros kölcsönhatásban lévő redox-rendszerek szabályozzák az oxido-reduktív folyamatokat (7. ábra).



7. ábra

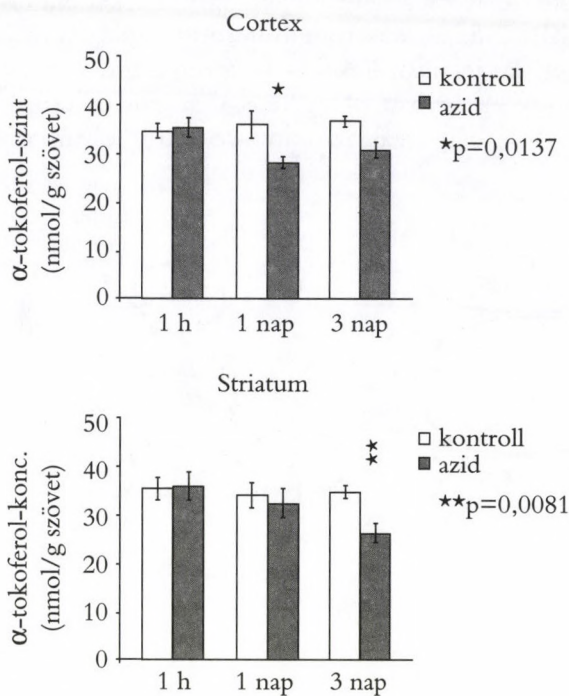
A glutathion-rendszer és a tokoferol lipid-peroxidációt gátló hatása

Kísérletek igazolták, hogy a komplex I gátlás mértéke és a lipid-peroxidáció (következményes mitokondriális membránkárosodással) között egyértelmű összefüggés van. Fiziológiás körülmények között a felvett oxigén megközelítően 5%-a a mitokondriumban oxigén szabad gyökké alakul. Ugyanakkor a mitokondriumok hatékony antioxidáns rendszerrel rendelkeznek. A redukált glutation (GSH) a mátrixban, míg az alfa-tokoferol elsősorban a belső membránokba lokalizálódik. Az elektrontranszport szintén a membránokban zajlik, így a protektív tokoferol azonnal kifejtheti hatását.

A további kísérleteinkben az alábbi kérdésekre kerestünk választ:

Hogyan befolyásolja a komplex IV gátló azid só az agyi redukált (GSH) és oxidált glutation- (GSSG), valamint az alfa-tokoferol-koncentrációt?

- Hogyan változnak a vér redoxkomponensei a Léber-féle hereditær opticus neuropátia (LHON; mutáció: 11778 mtDNS, következményes komplex I zavar) szimptomás és aszimptomás hordozó esetekben?



8. ábra

A nátrium-azid hatása a kortikális és striatális α -tokoferol-koncentrációra

- Miképp változik a kórkép különböző stádiumaiban a sclerosis multiplexben szenvedő betegeknél a nonenzimatisz antioxiidánsok koncentrációja?
- Hogyan befolyásolja a vér NADPH- és alfa-tokoferol-koncentrációját az interefon-béta-1b (INF-beta-1b) terápia sclerosis multiplexben szenvedő betegeknél?

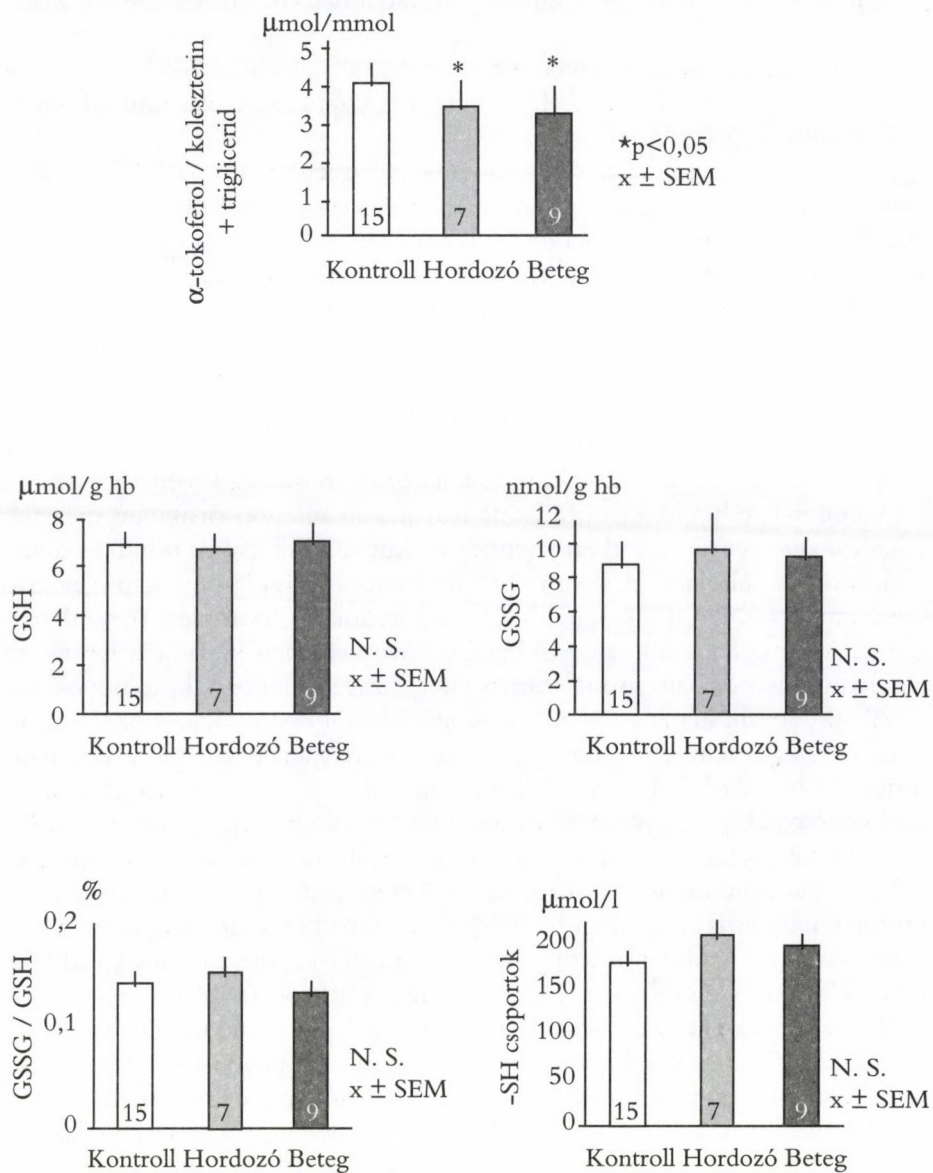
Ismert tehát, hogy az azid só injektálását követően intracelluláris energiazavar lép fel. Az oxidált glutation (GSSG) megközelítően 30–36%-kal emelkedett a striatumban és a hipotalamuszban, ez azonban nem bizonyult szignifikánsnak. Az adatok a tokoferol elsődleges protektív szerepét támasztják alá, hiszen koncentrációja jelentősen csökkent (8. ábra).

A tokoferol részben az azid indukálta magasabb nitrogén-monoxid-(NO)-koncentráció csökkentésével, illetve a lipid-peroxidáció gátlásával fejtheti ki hatását. Eredményeink azt valószínűsítik, hogy a kinurenin-anyagcsere és a redoxparaméterek módosulása együttesen játszik szerepet a központi idegrendszerért azid indukálta oxidatív stressz kivédésében.

A Léber-féle hereditér optikus neuropátia anyai ágon öröklődő megbetegedés, amelyet fiatal korban jelentkező akut vagy szubakut mindkét oldali látásromlás jellemez. A háttérben mitokondriális DNS-mutáció igazolódott, amely a NADH: koenzim Q oxidoreduktáz (komplex I) rendszert érinti. A komplex I funkciócsökkenése következtében károsodás lép fel az elektrontranszportban, intracelluláris energiazavar jelentkezik, és növekszik a szabad gyökök képződése. A mitokondriális DNS-mutáció szükséges, de nem elégséges feltétele a betegség manifesztációjának, hiszen a 11778-as mutációt hordozó férfiak 40–50%-a, míg a nők 5–15%-a szenved a látáscsökkenéstől. Ugyanakkor a komplex I zavar és a betegség patomechanizmusa közötti összefüggés nem teljesen tisztázott, mert hasonló defektus igazolódott a tünetmentes hordozók és beteg páciensek vérlemezkéiben, limfocitáiban és izomzatában is. Vizsgálataink azt bizonyították, hogy a betegek és tünetmentes hordozók vérében az alfa-tokoferol-szint csökkent, míg a glutation- (GSH) szint érdemben nem változott (9. ábra).

Ez azt igazolja, hogy az alfa-tokoferol az elsődleges protektív mechanizmus e kórképben a komplex I zavar előidézte szabadgyök-produkcióval szemben.

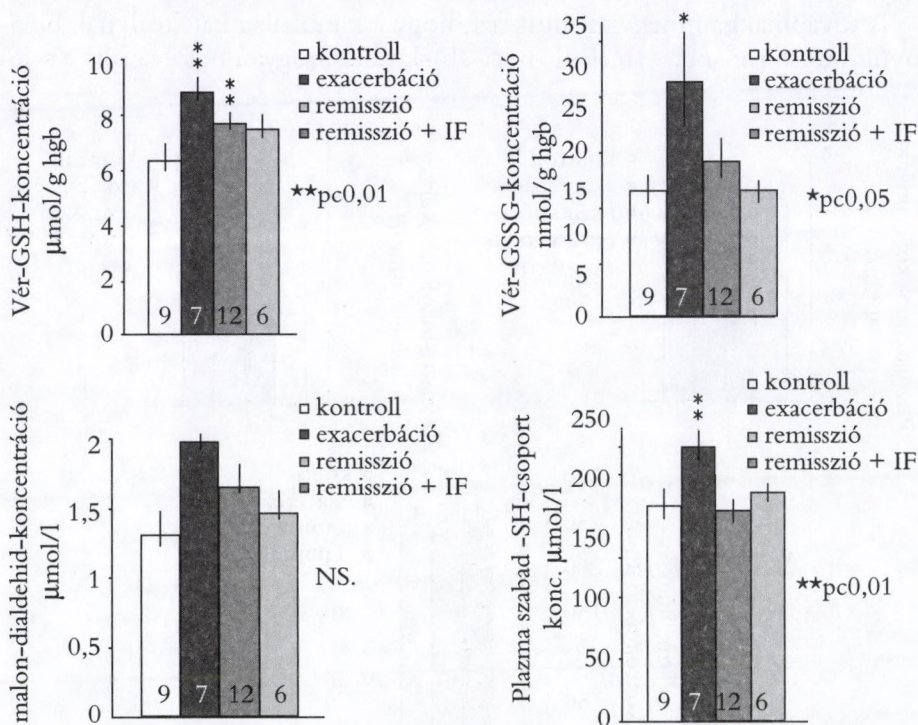
A sclerosis multiplex elsősorban a fehérállományt érintő multifokális, kezdetben relapszusremisszió, ritkábban elsődlegesen progresszív formában zajló, gyulladásos, immunmediált demyelinisatióval járó központi idegrendszeri betegség. Szövettani vizsgálattal az esetek egy részében axonkárosodás is igazolható. Epidemiológiai felméréseink szerint Csongrád megyében 62/100 000 a kórkép prevalenciája. A Léber-féle hereditér optikus



9. ábra

Redox komponensek koncentrációja Léber-féle hereditár optikus neuropátiában szenvedő betegek vérében. A tünetmentes hordozóknál és a betegeknél egyaránt csökkent a vér alfa-tokoferol-szintje

neuropátiához hasonlóan sclerosis multiplexben is gyakorta szerepelnek látási problémák a tünetek között. Mickel feltételezte, hogy a szabad gyökök előidézte lipid-peroxidáció közreműködik a myelinkárosodás létrejöttében. A vér elsődleges védekezési rendszere a reaktív oxigéngyökökkel szemben a vörösvértestek glutation redoxrendszere (GSH/GSSG). Dass és munkatársai adatai szerint a vese és a máj jelentős mennyiségű glutationt (GSH) juttat a vérbe, és a vörösvértestek szállítják ezt a különböző szervekbe. A tüdő, a szív, a belek és az agy pedig extrahálja e redukáló hatású molekulát. Saját munkánkban tanulmányoztuk, hogy a plazma malondialdehid (lipid-peroxidációs termék) és a vér nem enzimatisz antioxi-dánsai (redukált glutation, alfa-tokoferol, retinol, plazma-szulfhidril-csoport, húgysav) koncentrációja hogyan változik az exacerbáció és



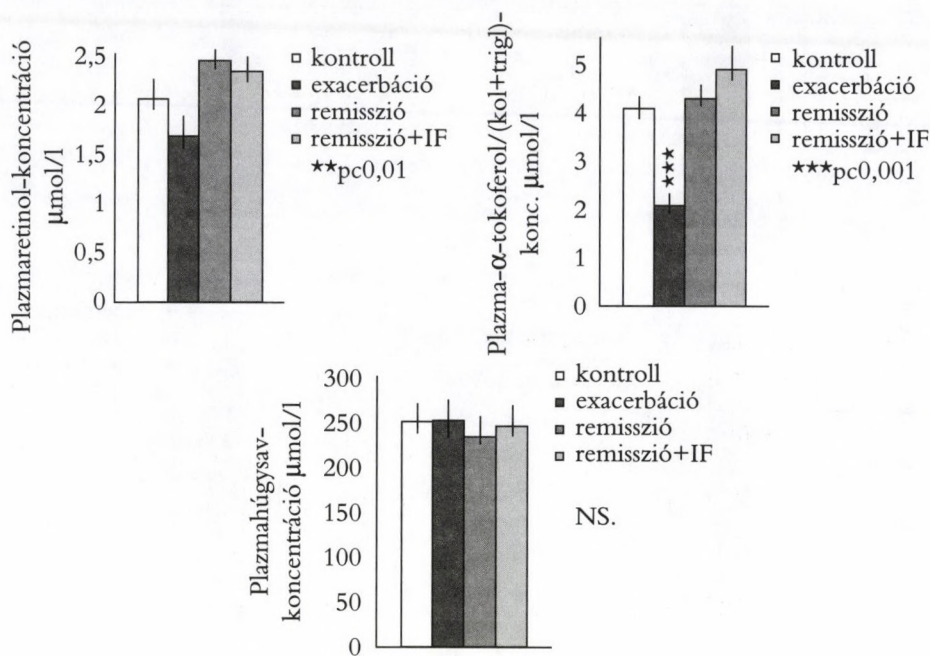
10. ábra

Malon-dialdehid, redukált és oxidált glutation (GSH, GSSG), valamint plazma szabad -SH-koncentrációváltozások sclerosis multiplexben szenvedő betegek vérében az állapotrosszabbodás és -javulás időszakában. A malon-dialdehid-szint nem szignifikánsan nőtt, míg a GSH, a GSSG és a plazma szabad -SH-koncentrációja jelentősen fokozódott az exacerbáció alatt

remisszió során. A malon-dialdehid-koncentráció 38%-kal nőtt (nem szignifikánsan) az állapotrosszabbodás alatt. Az oxidált glutation (GSSG) viszont szignifikánsan emelkedett. Ugyanakkor a plazma-alfa-tokoferol/koleszterol+triglicerid-hányados markánsan csökkent (10. ábra; 11 ábra).

Ezek az adatok intenzív szabadgyök-képződést igazolnak a betegség aktív fázisában. A redukáló komponensek koncentrációjának csökkenése bizonyítja azt, hogy az aktív szabad gyökök egy része semlegesítődik. Érdekes az, hogy a vér redukált glutationkoncentrációja (GSH) jelentősen emelkedett mind az állapotrosszabbodás, mind a remisszió alatt. A szervezet minden bizonnyal így próbálja kivédeni a klinikai állapottól függően változó intenzitással, de folyamatosan jelenlévő oxidatív komponensek káros hatását. Kérdés az, hogy a kórkép súlyos, előrehaladott szakaszában hogyan funkcionál az oxido-reduktív rendszer.

A továbbiakban megvizsgáltuk azt, hogy a klinikailag hatékonynak bizonyult interferon-béta-1b (INF-beta-1b)-kezelés hogyan befolyásolja a scler-



11. ábra

A retinol, az alfa-tokoferol és a húgysav plazmaszintjének változása a sclerosis multiplexben szenvedő betegek különböző klinikai stádiumaiban. A retinol és alfa-tokoferol koncentrációja jelentősen csökkent az állapotrosszabbodás időszakában

rosis multiplexben szenvedő betegek vérében mért alfa-tokoferol- és NADPH-koncentrációt. Korábbi adatok igazolták, hogy a relapszus fázisában (a klinikailag stabil állapottal összehasonlítva) a perifériás vér monocitáiban fokozódott a nitrogén-oxid- (NO) produkció. A glutation (GSH) regenerációját az oxidált formából (GSSG) a glutation reduktáz katalizálja, a redukált nikotinamid-adenin-dinukleotid-foszfát (NADPH) közreműködésével (7. ábra). Ismert, hogy a NADPH-dependens enzimek közül a glutation reduktáz a legnagyobb „felhasználója” a NADPH-nak. Ezen enzim aktivitása tehát jelentősen befolyásolhatja a NADPH mennyiségét, és így szabályozhat más NADPH-dependens folyamatokat is. Adataink ismét csak azt igazolták, hogy a sclerosis multiplexben (még a remisszió fázisában is) folyamatos szabadgyök-képződés van. Az INF-beta-1b-kezelés csökkentette a vörösvértestek alfa-tokoferol-vesztését. A NADPH-szint csökkenése és a plazma-triglyceridszint emelkedése az INF-béta-1b zsírsavszintézisre gyakorolt stimuláló hatásával lehet kapcsolatban. A plazma-alfa-tokoferolszint emelkedés is a triglycerid-szintézis befolyásolásával lehet összefüggésben.

Eredményeink azt igazolják, hogy az endogén redox rendszerek protektív szerepet töltenek be számos neurológiai kórképnél észlelt oxidatív károsodás kivédésében. A sclerosis multiplex terápiájában alkalmazott INF-béta-1b több más hatása mellett csökkenti a nitrogén-oxid szintáz (iNOS) aktivitását, és talán így mérséklődik az endogén redukáló komponensek felhasználása is. A neurológiai kórképeknél igazolt celluláris bioenergetikus diszfunkciónak (az intracelluláris energiatermelés zavara) a kiküszöbölésére számos további terápiás lehetőség merül fel. A kreatin, a koenzim Q10, a nikotinamid, a riboflavin, a karnitin, a diklór-acetát és más redox komponensek kedvező hatással rendelkezhetnek. Ahhoz, hogy klinikai alkalmazásukra sor kerülhessen, szigorúan értékelt, randomizált, kettős vak vizsgálatok elvégzése szükséges. Bebizonyosodott az is, hogy az intracelluláris energiaháztartás zavara mögött jó néhány kórképnél genetikai mutációk állhatnak. Jó példa erre ismét a Huntington-kór. A mutáció sok vonatkozásban tisztázódott, s az abnormálisan szintetizálódott huntingtin (poliglutamin) fontos intracelluláris anyagcseré-folyamatokat befolyásol (pl. acetil-transzferáz-aktivitás). Az anyagcseréjében zavart specifikus sejtpopulációkban kialakuló léziók létrejöttében pedig lényeges szerepet játszanak az excitotoxinok. A neurogenetikai és az azzal szorosan összefüggő patobiokémiai kutatások eredményei a jövőben izgalmas kérdésekre fognak választ adni. Remélhetőleg a génterápia, a kóros proteinek interakcióit befolyásoló farmakonok, az újonnan kifejlesztett excitotoxin antagonisták, valamint a redoxrendszereket befolyásoló vegyületek

olyan kórképek kezelésében is segítenek betegeinknek, amelyeknél ma még igen korlátozottak a terápiás lehetőségek.

Köszönetnyilvánítás

Ezúton is megköszönöm tanárainknak és munkatársaimnak az eddigi pályafutásom során kapott önzetlen segítséget. Tudományos pályafutásomat diákkörösként a Petri Gábor vezette szegedi Műtéttani Intézetben kezdtém, ahol immunológiai kísérleteket végeztünk. Ezt követően diákkörösként, majd fiatal kutatóként Telegdy Gyula professzor irányításával neuro-peptidek központi idegrendszeri hatásait vizsgáltuk. A Pálffy György professzor igazgatta pécsi idegklinikán neurológiai jártasságot szereztem. Tanulmányútjaim során összesen három évig dolgoztam Rolf Ekman professzor mellett a svédországi Lundi Egyetemen, illetve Bostonban a Harvard Egyetem Massachusetts General Hospital Neurológiai Klinikáján M. Flint Beal professzor csoportjában.

Irodalom

- Aronin, N., Cooper, P. E., Lorenz, L. J., Bird, E. D., Sagar, S. M., Leeman, S. E., Martin, J. B.: Somatostatin is increased in the basal ganglia in Huntington's disease. *Ann. Neurol.*, 1983, 13, 519–526.
- Barna, B., Nagy, K., Szász, A., Asztalos, T., Szupera, Z., Vécsei, L., Houtzager, H., Szente, M.: Time- and concentration-dependent effect of aminooxyacetic acid on cortical epileptogenicity. *Acta Biol. Hung.*, 2002, 53, 245–256.
- Barrientos, A., Moraes, C. T.: Titrating the effects of mitochondrial complex I impairment in the cell physiology. *J. Biol. Chem.*, 1999, 74, 16188–16197.
- Beal, M. F., Matson, R., Swartz, K. J., Gamache, P. H., Bird, E. D.: Kynurenine pathway measurement in Huntington's disease striatum: evidence for reduced formation of kynurenic acid. *J. Neurochem.*, 1990, 55, 1327–1339.
- Beal, M. F.: *Mitochondrial Dysfunction and Oxidative Damage in Neurodegenerative Diseases*. Springer, New York, 1995.
- Beal, M. F.: Limited-time exposure to mitochondrial toxins may lead to chronic progressive neurodegenerative diseases. *Mov. Dis.*, 2000, 15, 434–435.
- Bencsik, K., Rajda, C., Klivényi, P., Járdánházy, T., Vécsei, L.: The prevalence of multiple sclerosis in the city of Szeged, Hungary. *Acta Neurol. Scand.*, 1998, 97, 315–319.
- Bencsik, K., Rajda, C., Füvesi, J., Klivényi, P., Járdánházy, T., Török, M., Vécsei, L.: The prevalence of multiple sclerosis, distribution of clinical forms of the disease and

- functional status of patients in Csongrád County, Hungary. *Eur. Neurol.*, 2001, 46, 206–209.
- Carpenedo, R., Pittaluga, A., Cozzi, A., Attucci, S., Galli, A., Raiteri, M., Moroni, F.: Presynaptic kynurenate-sensitive receptors inhibit glutamate release. *Eur. J. Neurosci.*, 2001, 13, 2141–2147.
- Ceresoli-Borroni, G., Schwarcz, R.: Neonatal asphyxia in rats: acute effects on cerebral kynurenine metabolism. *Pediatr. Res.*, 2001, 50, 231–235.
- Dass, P. D., Bernes, E. W., Holmes, E. W.: Renal and hepatic output of glutathione in plasma and whole blood. *Biochim. Biophys. Acta*, 1992, 1156, 99–102.
- Dexter, D. T., Brooks, D. J., Harding, A. E., Burn, D. J., Muller, D. P. R., Goss-Sampson, M. A., Jenner, P. G., Marsden, C. D.: Nigrostriatal function in vitamin E deficiency: clinical, experimental, and positron emission tomographic studies. *Ann. Neurol.*, 1994, 35, 298–303.
- Jakab, K., Gárdián, G., Endreffy, E., Kalmár, J., Bachrati, Cs., Mechler, F., Vécsei, L., Raskó, I.: Analysis of CAG repeat expansion in Huntington's disease gene (IT1) in Hungarian population. *Eur. Neurol.*, 1999, 41, 107–110.
- Jakab, K., Novák, Z., Engelhardt, J. I., Kemény, L., Kálmán, J., Vécsei, L., Raskó, I.: UVB-irradiation-induced apoptosis increased in lymphocytes of Huntington's disease. *Neuroreport*, 2001, 12, 1653–1656.
- Karg, E., Klivényi, P., Németh, I., Bencsik, K., Pintér, S., Vécsei, L.: Nonenzymatic antioxidants of blood in multiple sclerosis. *J. Neurol.*, 1999, 246, 533–539.
- Karg, E., Klivényi, P., Bencsik, K., Turi, S., Vécsei, L.: NADPH and alpha-tocopherol in the peripheral blood of multiple sclerosis patients. Actions of interferon- β -1b. *Eur. Neurol.*, 2003, 50, 215–219.
- Kis, A., Vécsei, L., Matolcsy, A., Kosztolányi, G., Méhes, K., Melegh, B.: Homoplasmic A12, 753G mitochondrial DNA mutation in a Hungarian family. *Acta Biol. Hung.*, 1998, 49, 119–124.
- Klivényi, P., Kékesi, K., Juhász, G., Vécsei, L.: Amino acid concentrations in cerebrospinal fluid of patients with multiple sclerosis. *Acta Neurol. Scand.*, 1997, 95, 96–98.
- Klivényi, P., Karg, E., Rózsa, Zs, Horváth, R., Komoly, S., Németh, I., Túri, S., Vécsei, L.: Nonenzymatic antioxidants in patients with Leber's hereditary optic neuropathy and asymptomatic carriers of 11778 mtDNA mutations. *J. Neurol. Neurosurg. Psych.*, 2001, 70, 359–362.
- Knyihár-Csillik, E., Okuno, E., Vécsei, L.: Effect of in vivo subacute sodium azide treatment on the immunohistochemical localization of kynurenine-aminotransferase in rat brain. *Neuroscience*, 1999, 94, 269–277.
- Marranes, R., Wauquier, A.: Episodic barrel rotations induced by intrastriatal injections of quinolinic acid in rats. Inhibition by anticonvulsants. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 1988, 31, 153–162.
- Mickel, H. S.: Multiple sclerosis: a new hypothesis. *Perspect. Biol. Med.*, 1975, 18, 363–374.
- Musumeci, O., Naini, A., Slonim, A. E., Skavin, N., Hadjigeorgiou, G. L., Krawiecki, N., Weissman, B. M., Tsao, C.-Y., Mendell, J. R., Shanske, S., De Vivo, D. C., Hi-

- rano, M., DiMauro, S.: Familial cerebellar ataxia with muscle coenzyme Q10 deficiency. *Neurology*, 2001, 56, 849–855.
- Najbauer, J., Vécsei, L., Pálffy, G.: Red blood cell peroxidase activity in multiple sclerosis. *Acta Med. Hung.*, 1990, 47, 129–132.
- Nemeroff, C. B., Youngblood, W. W., Manberg, P. J., Prange, Jr. A. J., Kizer, J. S.: Regional brain concentrations of neuropeptides in Huntington's chorea and schizophrenia. *Science*, 1983, 221, 972–975.
- Némethi, H., Varga, H., Farkas, T., Kis, Zs., Vécsei, L., Toldi, J.: Long-term effects of neonatal MK-801 treatment on spatial learning and cortical plasticity in adult rats. *Psychopharmacology*, 2002, 160, 1–8.
- Sanberg, P. R., Calderon, S. F., Giordano, M., Tew, J. M., Norman, A. B.: The quinolinic acid model of Huntington's disease: locomotor abnormalities. *Exp. Neurol.*, 1989, 105, 45–53.
- Sas, K., Csete, K., Vécsei, L., Papp, J. Gy.: Effect of systemic administration of L-kynurenine on corticocerebral blood flow under normal and ischemic conditions of the brain in conscious rabbits. *J. Cardiovasc. Pharmacol.* 2003, 42, 403–409.
- Sian, J., Dexter, D. T., Lees, A. J., Daniel, S., Agid, Y., Javoy-Agid, F., Jenner, P., Marsden, C. D.: Alterations in glutathione levels in Parkinson's disease and other neurodegenerative disorders affecting basal ganglia. *Ann. Neurol.*, 1994, 36, 348–355.
- Stone, T. W.: Development and therapeutic potential of kynurenic acid and kynurenine derivatives for neuroprotection. *TIPS*, 2000, 21, 149–154.
- Tarnopolsky, M. A., Beal, M. F.: Potential for creatine and other therapies targeting cellular energy dysfunction in neurological disorders. *Ann. Neurol.*, 2001, 49, 561–574.
- Telegdy, G.: Neuropeptides and Brain Function. In *Frontiers of Hormone Research*. Vol. 15. Ed.: van Wimersma Greidanus, Tj. B., Karger, Basel, 1987.
- Telegdy, G., Vécsei, L.: Action of somatostatin on motivated behaviors. In *System Research in Physiology*. Vol. 4. Reinforcement in Functional Systems. Eds.: Sudakov, K. V., Sasnovsky, A. S., Gordon and Breach Science Publishers, Philadelphia, 1991, pp. 166–178.
- Vécsei, L., Widerlöv, E.: Brain and CSF somatostatin concentrations in patients with psychiatric and neurological illness. An overview. *Acta Psych. Scand.*, 1988, 78, 657–667.
- Vécsei, L.: Behavioral, Pharmacological and Neurochemical Studies of Somatostatin, Cysteamine and Pantethine. *Studentlitteratur, Lund*, 1989, pp. 1–273.
- Vécsei, L., Widerlöv, E.: Preclinical and clinical studies with cyteamine and pantethine related to the central nervous system. *Prog. Neuro-Psychopharmacol. Biol. Psych.*, 1990, 14, 835–862.
- Vécsei, L., Widerlöv, E.: Preclinical and clinical studies with somatostatin related to the central nervous system. *Prog. Neuro-Psychopharmacol. Biol. Psych.*, 1990, 14, 473–502.
- Vécsei, L., Beal, M. F.: Influence of kynurenine treatment on open-field activity, elevated plus-maze, avoidance behavior and seizures in rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 1990, 37, 71–76.

- Vécsei, L., Beal, M. F.: Intracerebroventricularly injected kynurenic acid, but not kynurenine induces ataxia and stereotyped behavior in rats. *Brain Res. Bull.*, 1990, 25, 623–627.
- Vécsei, L., Csala, B., Widerlöv, E., Ekman, R., Czopf, J., Pálffy, G.: Lumbar cerebrospinal fluid concentrations of somatostatin and neuropeptide Y in multiple sclerosis. *Brain Res. Bull.*, 1990, 25, 411–413.
- Vécsei L.: *Peptidek és kinureninek a központi idegrendszer megbetegedéseiben és állatkísérletes modellekben*. Akadémiai doktori disszertáció, 1991, pp. 1–171.
- Vécsei L., Schwab F.: A központi idegrendszer megbetegedéseinek néhány új terápiás lehetősége. *Ideggyógyászati Szemle / Clinical Neuroscience*, 1991, 44, 425–433.
- Vécsei, L., Beal, M. F.: Comparative behavioral and neurochemical studies with striatal kainic acid and quinolinic acid lesioned rats. *Pharmacol. Biochem. Behav.*, 1991, 39, 473–478.
- Vécsei, L., Beal, M. F.: Comparative behavioral and pharmacological studies with centrally administered kynurenine and kynurenic acid in rats. *Eur. J. Pharmacol.*, 1991, 196, 239–246.
- Vécsei L., Schwab F.: Kinurenin metabolitjai idegrendszeri megbetegedésekben. *Orvosi Hetilap*, 1992, 133, 1803–1807.
- Vécsei, L., Beal, M. F.: Behavioral and pharmacological effects of centrally administered aminooxyacetic acid in rats. *Eur. J. Pharmacol.*, 1992, 220, 259–262.
- Vécsei, L., Miller, J., MacGarvey, U., Beal, M. F.: Effect of kynurenine and probenecid on plasma and brain tissue concentrations of kynurenic acid. *Neurodegeneration*, 1992, 1, 17–26.
- Vécsei, L., Miller, J., MacGarvey, U., Beal, M. F.: Kynurenine and probenecid inhibit pentylenetetrazol and NMDLA-induced seizures in mice. *Brain Res. Bull.*, 1992, 28, 233–238.
- Vécsei, L., Freese, A., Swartz, K. J., Beal, M. F.: *Neurological Disorders: Novel Experimental and Therapeutic Strategies*. Horwood, Chichester, 1992, pp. 1–273.
- Vécsei L.: Pantethin terápia a központi idegrendszer megbetegedéseiben: preklinikai és klinikai adatok, elméleti megfontolások. *Ideggyógyászati Szemle / Clinical Neuroscience*, 1992, 45, 4–8.
- Vécsei, L.: Alzheimer's disease and somatostatin: a therapeutic hypothesis. *Biol. Psych.*, 1993, 34, 673–675.
- Vécsei L., Pál E.: Újabb adatok a neurodegeneratív kórképek és néhány izombetegség pathogenesiséhez: terápiás perspektívák. *Orvosi Hetilap*, 1993, 134, 1683–1687.
- Vécsei, L., Klivényi, P.: Somatostatin and Alzheimer's disease. *Arch. Geront. Geriatr.*, 1995, 21, 35–41.
- Vécsei, L., Beal, M. F.: Huntington's disease, behavioral disturbances and kynurenines: preclinical findings and therapeutic perspectives. *Biol. Psych.*, 1996, 39, 1061–1063.
- Vécsei, L., Dibó, Gy., Kiss, Cs.: Neurotoxins and neurodegeneration. *Neurotoxicology*, 1998, 19, 511–514.

- Vécsei L.: Molekuláris neurológia: peptidek és excitotoxinok. *Studia Physiologica* 8 (szerk: Juhász Nagy S.), Scientia, Budapest, 2000, pp. 1–78.
- Vécsei L.: Kinurenin a központi idegrendszerben: a kinurénsavteszt és a kognitív folyamatokat befolyásoló farmakonok. *Ideggyógyászati Szemle/ Clinical Neuroscience*, 2000, 53, 35–42.
- Vécsei L., Tajti J., Gárdián G.: *Neurológia a harmadik évezred hajnalán*. Springer, Budapest, 2001.
- Vécsei, L., Tajti, J., Klivényi, P., Pintér, S., Karg, E.: Sodium azide treatment decreases striatal and cortical concentrations of alpha-tocopherol in rats. *J. Neural. Transm.*, 2001, 108, 273–278.

BIOLÓGIAI TUDOMÁNYOK
OSZTÁLYA

Bíró Péter

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

A BALATON HALÁLLOMÁNYÁNAK ANYAGFORGALMI SZEREPE ÉS HOSSZÚ TÁVÚ VÁLTOZÁSAI

Elhangzott 2001. november 20-án

Bevezető gondolatok

Ha egy természetes képződmény, mint a sekély Balaton, jelenkori felépítését, sokat változott élővilágát s eltérő állapotait kialakulásukban meg akarjuk ismerni, hosszú távú és széles körű feltárómunkára van szükség, amely egyaránt kiterjed a tó környezetében és vizében élő szervezetek népességének kutatására. A világirodalom ideillő főbb művei tanúsítják, hogy a Föld nagyobb részén a túlnépesedés, az iparosodás, terület- és vízfelhasználás sokrétűsége miatt a fokozott s káros emberi tevékenység, illetve környezetrombolás eredőjeként ma már alig találhatók ún. „érintetlen” területek. Ez alól a Kárpát-medence és országunk területe sem kivétel, ahol a kulturális hatások következményeinek széles spektruma jelenik meg. Ebből a szempontból legnagyobb sekély tavunk élettörténete tükrözi mindazon hatásokat, amelyek a vízgyűjtőn folyó történések és emberi tevékenység következményei (Bíró, 1984, 1998).

A Balaton és környéke élővilágának szervezett kutatása 100 évvel ezelőtt, a Magyar Földrajzi Társaság Balatonbizottságának kezdeményezése nyomán kezdődött. Ezt a feltárómunkát Lóczy Lajos és nagynevű kortársai indították el (1891–1918 között 60 szerző, 32 kötet). Ennek a munkának köszönhető, hogy a korabeli, majd napjainkig tartó kutatások révén a Bala-

ton élővilágára és ennek hosszú idejű változásaira nézve átfogó ismeretekkel rendelkezünk. A Balaton kialakulását és jelenkori történetét meglehetősen jól ismerjük. Tavunkat az utóbbi 4 évtizedben csőstül érték olyan emberi hatások, melyek alapvetően megváltoztatták a tó eredeti arculatát, vízminőségét, lebegő és alzathoz rögzült alga- és gerinctelen élővilágát, valamint halállományát. A vízgyűjtő területen folyó mezőgazdasági, ipari tevékenység, területfejlesztés élővilágot károsító hatásai a tavon belül koncentrálnodva több, olyan mélyreható sokkhatással jártak, mint pl. a 2000-ben a Tiszát ért cián- és nehézfém-szennyezések (1. táblázat).

A Földnek ma több mint 6 milliárd embert kell eltartania, de a jelen népességnövekedés és az erőforrások kiapasztásának adott üteme mellett a 21.

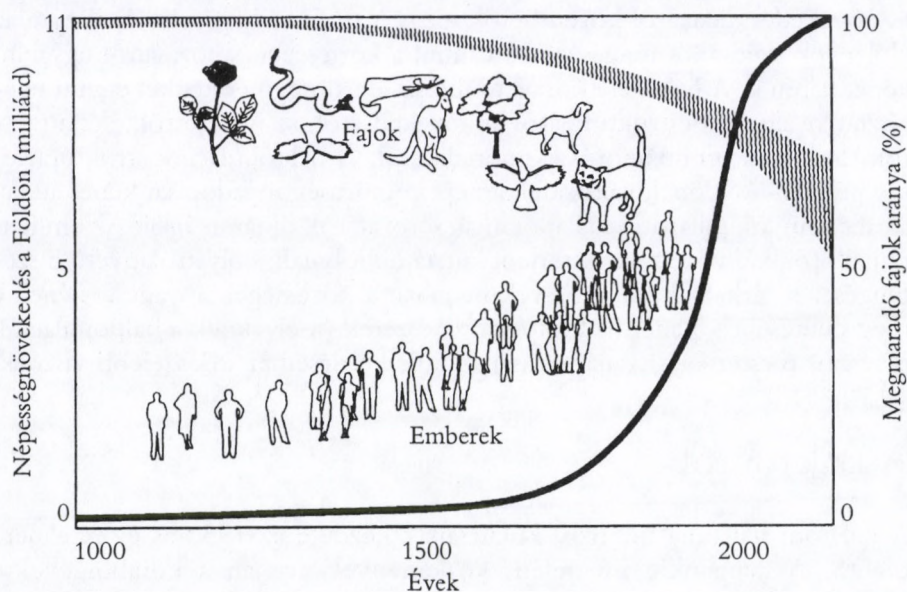
1. táblázat

*A Balaton élővilágának változásai emberi hatásokra, az irodalmi adatok szerint
(Bíró 2000 után módosítva)*

Időszak	Kulturális (emberi) hatások
1950–1960-as évek	Intenzív mezőgazdaság a vízgyűjtőn; partszabályozás és építkezések miatt fokozódó eutrofizálódás, növényvédő és rovarölő szerek használata, az első tömeges halpusztulás (1965: 500 tonna, klórozott szénhidrogének)
1970–1980-as évek	Az elsődleges szervesanyag-termelés (primer produkció) 2–8-szoros növekedése (100-ról 800 g C m ⁻² év ⁻¹ -re); rendszeres vízvirágzások, második tömeges halpusztulás (1975: 70 tonna); a halpusztulások rendszeressé válnak. Iszaplakó szervezetek (makrobentosz) tömeges megjelenése (10–110 g m ⁻²) az 1982–83-években
1980–1995	Tókezelő eljárások, vízminőség-javítás (P eltávolítása a tisztított szennyvízből, a kezelt szennyvíz elvezetése a tó vízgyűjtőjéről, a külső és belső P-terhelés csökkentése, a Kis-Balaton-víztározó „visszaállítása” (1985–), toxikus cianobaktériumok megjelenése (1982), az első tömeges angolnapusztulás (1991), a második tömeges angolnapusztulás (1995)
Az utóbbi 4–5 év	Alacsony alga-biomassza (<5–10 mg l ⁻¹), az iszaplakó szervezetek (makrobentosz) tömegének csökkenése (16,1-ről 2,4 g m ⁻² -re az 1995–1997. években. Globális klímaváltozások?

század második felében „vagy az erőforrások merülnek ki, de ha azok nem, úgy az élelmiszer-források, és ha azok sem, akkor a teljes környezet megy tönkre a szennyeződés által”, hiszen az önszabályozó mechanizmusok egyike a természet regenerációs képessége. Az ember mintegy egymillió évvel ezelőtt jelent meg a Földön, de földtörténeti idővel mérve ez az egymillió év nem tesz ki egy teljes percet. Ebbe a nem egészen 60 másodpercbe zsúfolódik bele az emberiség története, s a 21. században a természeti erőforrásokat már végtelenségig kimeríti, akár a nyersanyagokról, nyersolajról, erdőkről, édesvízkészletről, termőföldekről, legelőkről vagy akár a haláló helyekről van szó (1. ábra).

Az 1980-as évek végén hazánkban a környezeti rendszereknek már több mint 85–90%-a mesterségesen szabályozottá vált, tehát elvesztette a természetesen szabályozott rendszerek korábbi jellemzőit, ezért a bennük zajló folyamatok alapvetően megváltoztak. Napjaink gyakori törekvése az, hogy az „eredeti állapotokat” (pl. vizeink halfaunáját) visszaállítsuk, csak hogy ehhez a korábbi „érintetlen”, vadvízi környezetre volna szükség – mely már önmagában is illúzió. Az ember természetátalakító tevékenysége, új, faunaidegen



1. ábra

A fajdiverzitás globális csökkenése a humán populációk növekedésével párhuzamosan.

A trend a vízi életterekben még kifejezettebb

halfajok meghonosítása, a több termésre való törekvés stb. mind akadály a ennek, ezért vizeink állapotáról, a bennük élő szervezetek (halak) viselkedéséről mindig a legutóbbi, adott időszakra kell konkrét ismereteket szereznünk, s pillanatnyi viselkedésüket, várható válaszaikat a folyton változó környezetben kell értékelnünk. A különböző halfajok populációinak struktúrája és működése a vízi környezeti rendszerek hasonló ismerveivel szoros összhangban értelmezhető. Ebből a szempontból nagy jelentősége van a klímának, a víztér morfológiájának és a többi abiotikus és biotikus tényezőnek, illetve ezek kölcsönhatásainak. A táplálékhálózatok menti anyagforgalom a vízi környezet anyagcseréjének egyik fontos – ha nem a legfontosabb – mennyiségi mutatója. Az anyag- és energiaforgalom jellemzői, a struktúra és a működés összhangja, a vízi rendszerek társulásai, ezek stabilitása, diverzitása és plaszticitása, a pillanatnyilag kialakuló egyensúlyok és ezek térben és időben változó paraméterei meghatározó jelentőségűek a halak populációbiológiája és az állományok dinamikái szempontjából (Bíró, 1991a).

Természetes vízi rendszerekben a halak életkörülményei, a vizeket benépesítő életközösségek tagjaihoz való viszonyuk, ezek rendszerében elfoglalt helyük és betöltött szerepük kézenfekvően és legkönnyebben a táplálkozás és növekedés oldalairól közelíthetők meg. A trofikus kapcsolatok alapján az élőlények kölcsönös függéséről, valamint a környezet változásairól egyaránt képet kapunk. A halak életkora a testhossz- és tömegmérésekkel együtt tájékoztat az állomány struktúrájáról, a növekedésről, az ivarérről, élettartamról, továbbá a produkcióról és mortalitásról. A halpopulációk struktúraelemeinek tér- és időbeli változásai, a népességsűrűség ingadozásai képet adnak az állományok pillanatnyi állapotainak sorozatáról, dinamikáiról. Az említett témakörökben világszerte kiterjedt kutatások folynak, s olyan alapvető összefüggéseket tárhatnak fel, amelyek nemcsak a közösségek anyagcseréjének a megismeréséhez, hanem a biológiai rendszerek (melyeknek a halpopulációk is részei) mesterséges szabályozásának kulcskérdéseihez is közelebb visznek.

A Balatonról

A balatoni halfauna intenzív kutatásának kezdete az 1930-as évek elejére tehető. A napjainkig megjelent közlemények alapján a korábbi évekre visszamenően többé-kevésbé rekonstruálhatók a különböző halfajok életkörülményeiben bekövetkezett változások. Így megállapítható volt, hogy a fokozott emberi hatások (urbanizálódás, kulturális eutrofizáció, agrárgazdálkodás, nem kellően tisztított szennyvizek bejutása, halászat, horgászat

stb.) mély nyomot hagytak a halállomány korábbi összetételén. Az intenzívebb mezőgazdasági kemizáció révén a vízbe bekerült és a táplálékhálózatban felhalmozódott mérgeanyagok hatása 1965-ben tömeges halpusztuláshoz vezetett, amelynek lezajlása után többirányú, maradandó változást észleltünk a „csúcsragadozó” fogassüllő táplálkozását és növekedését illetően. Kérdéssé vált, hogy ezek a változások milyen irányban és mélységben zajlottak le a korábbi adatokhoz képest, továbbá miként változtattak meg a fogassüllő és egyéb, gazdaságilag és biológiai értelemben fontos hal-fajok állományainak struktúráját, termelőképességét. Sajnálatos tény, hogy a Balaton vízminőségének és élővilágának állapota csak a második, 1975-ben bekövetkezett halpusztulás idején került az érdeklődés középpontjába, annak ellenére, hogy a tó jellegének és eredeti arculatának, élővilágának rohamos változására számos közlemény időben felhívta a figyelmet. Érthetetlenül kevés sikerrel. A Balatont ért tápanyagterhelések összegződő mennyiségi hatására az 1970–80-as években alapvetően átalakult a tó élővilágának összetétele, szerkezete és működése, beleértve a különböző hal-fajok addig stabilnak vélt népségét is (Bíró, 1984). 1995-től, a vízminőség javulása következtében, ismét új környezeti feltételek alakultak ki.

A Balaton halainak vizsgálata 1967-től új lendületet kapott. Már ekkor feltűnt, hogy a balatonival szemben a nemzetközi irodalom gazdag olyan eset- és módszertani tanulmányokban, melyek a legkülönbözőbb tengeri és édesvízi halállományok struktúrájával, dinamikáival és biológiai termelőképességükkel, továbbá külső és belső hatásokra adott válaszreakcióival foglalkoznak, s e jelenségek mennyiségi leírására törekednek. A természetes vizek anyag- és energiaforgalmának kutatása Magyarországon sokáig elhanyagolt terület volt, s néhány korai próbálkozástól eltekintve az érdeklődés előterébe csak a *Nemzetközi Biológiai Program* (1965–80) révén került, amely a kutatások középpontjába a vizek termelését, az elsődleges, másodlagos és haltermelési folyamatok mennyiségi feltárását állította (Rabinowitch–Hasler, 1965). A halprodukciónak egy vízi ökoszisztémán belül az összes szervesanyag-termelésnek többnyire csak egy kis részét képezi, s a termelés egymásba kapcsolódó folyamatainak befejező láncszeme. A környezeti rendszerek – mint „egész” – produkciójának elméleti alapjait Borutsky (1939), Juday (1940), Lindeman (1942), Ivlev (1945, 1961), Macfadyen (1963) és mások fejtették ki. Idealizált rendszerükben a szervezeteket „táplálékpíramis”-ba sorolták, mely az oldott szervesanyag sóktól a ragadozó halakig terjedő szinteket foglalja magába (Elton, 1927). E biológiai rendszeren belüli összefüggések tanulmányozása kezdetben az egyes szintekre irányult, napjainkban kölcsönhatásaik feltárásának irányába halad. A halak produkciódinamizmusának és a hoza-

mok teoretikus meghatározásának kutatása kb. az 1920-as években kezdődött (Baranov, 1918; Russel, 1931). A tápláléklánc menti vizsgálatok szemléletmódjának legjelentősebb vonása az, hogy a figyelmet a közösségek anyagcseréjére koncentrálták (Lindeman, 1942; Ivlev, 1945), s ez a részletek megismerése és az alapvető termelési folyamatok elemzése után a halpopulációk vízi rendszerekben betöltött szerepének (niche) vizsgálatához és értelmezéséhez vezetett (Ricker, 1946; Weatherley, 1972).

A balatoni halak biomasszájára, produkciójára és teoretikus hozamaira vonatkozó publikációk száma elenyésző, jelentőségük ezért nagy. A Balaton biológiai termelésére vonatkozóan először Entz (1954) végzett becsléseket. Szerinte a balatoni halak biomasszája 6000 tonnára becsülhető. E téren a balatoni kutatások olyan alapvető összefüggéseket tárhatnak fel, amelyek nemcsak a közösségek anyagcseréjének megismeréséhez, hanem a biológiai rendszerek (halpopulációk és életterük) mesterséges szabályozásának aktuális kulcskérdéseihez is közelebb visznek.

Mindebből logikusnak tűnt, hogy a balatoni halfajok vizsgálatára nemzetközileg is elfogadott, korrekt, mennyiségi viszonyok feltárására alkalmas módszereket alkalmazzunk. A halpopulációk dinamikáinak elméleti-módszertani alapjait Ricker (1946), Beverton–Holt (1957), Gerking (1967) dolgozták ki. A produkcióbecslés az életközösség és a populáció szempontjából egyaránt lényeges ismeretet nyújt; a folyamat a különböző trofikus szintek között végbemenő anyag- és energiáramlás mennyiségi meghatározásával tárható föl. A halprodukció – természetes vízi körülményeket tekintve – a többi trofikus szinttől elkülönítve, közvetlenül is tanulmányozható, és mennyiségileg pontosan meghatározható.

A növekedés és a mortalitás együtthatóinak különbsége ($G-Z$) jelzi a biomassa időegységenkénti nettó növekedését. A biomassa meghatározása az egyes korcsoportok egyedszámának és azok átlagsúlyának exponenciális változásán alapul. A legkülönbözőbb álló- és folyóvizek halpopulációinak és azok termelőképességének összehasonlítását gyakran a P/\bar{B} -arányokkal végzik (LeCren–Lowe–McConnel, 1980).

A balatoni halpopulációk dinamikáinak és biológiai szerepüknek összefoglaló ismertetése messze meghaladná jelen előadás kereteit, ezért a „csúcsragadozó” fogassüllőre vonatkozó ismereteket a tó többi halfajára vonatkozó kutatási eredményekkel ötvözöm. Az összegzett ismeretanyag hivatott arra, hogy a további kutatásoknak irányt szabjon, illetve újabb, ma még sok bizonytalansággal értelmezhető összefüggésre is rávilágítson, amelyek alapján nagy kiterjedésű sekély tavunk élő és élettelen környezeti rendszerének alaposabb megértéséhez jutunk (Bíró, 1991a).

A vizsgálatok célja

Az itt összegzett vizsgálatok célja a Balatonra vonatkozó és egyéb (pl. módszertani) szakirodalmi adatok figyelembevétele alapján az alábbi kérdések tisztázása volt:

– Mely fajok, milyen egyedsűrűséggel fordulnak elő a tóban és a befolyó vizekben?

– Milyen irányú és mértékű minőségi, illetve mennyiségi változások következtek be a balatoni halpopulációk, elsősorban a fogassüllő táplálékának összetételében és népségük alakulásában a halpusztulások, az új halfajok betelepítése, az antropogén és egyéb környezeti hatások következtében? Milyen a fogassüllő hatása a táplálékhalak állományaira, s milyenek ez utóbbiak kölcsönhatásai? Táplálkozásintenzitásukkal, táplálékfogyasztásukkal és a napi táplálékarányokkal kapcsolatban nyerhető adatok alapján bizonyítható-e a korábban kimutatott „táplálékszegénység” és „éhezés”, s mindez milyen okokra vezethető vissza? Milyen mértékű a balatoni halpopulációk táplálékforgalmazása, és milyen terjedelmű a táplálékért való versengés, s ebben milyen táplálkozási stratégiák működnek?

– A tavi környezet változásainak tükrében milyen képet mutat a különböző halfajok testtömeg-testhosszának relatív növekedése, a testhossz- és tömeg gyarapodásának évenkénti üteme, s ezek milyen tér-idő változásokat jeleznek? Hogyan növekszik a halivadék korai fejlődési stádiumaiban és az első nyár során a Balatonban? Milyen összefüggés van az elfogyasztott táplálék mennyisége és a növekedés sebessége között?

– Mik a balatoni halpopulációk alapvető paraméterei? Milyen az állományok méret és kor szerinti struktúrája, s milyenek ezek tér-idő változásai? Halfajonként mekkora az ivadék és a halászatilag intenzíven kihasznált állományrész átlagos biomasszája és ennek éves produkciója, milyen mértékű az ivadék és idősebb süllők mortalitása, s mindezek milyen mértékben változhatnak környezeti és művi behatásokra? A szaporodó állomány és természetes utánpótlásának összefüggése miként tükrözi a különböző halfajok népségsűrűségének sokéves ingadozásait? Magyarázható-e ezek alapján az állományok stabilitása vagy instabilitása, s ezt milyen főbb tényezők befolyásolják? Milyen mechanizmusok szabályozzák a balatoni halpopulációk környezeti és mesterséges hatásokra adott válaszreakcióit? Az állománykihasználás intenzitásával miként változnak a hozamok, s ezek

milyen összefüggést mutatnak a víz minőségével (elsődleges termeléssel) és a különböző tóterületek morfológiájával?

– A táplálkozás és a biológiai produkció folyamatának melyek a főbb energetikai kapcsolatai? Milyen képet mutat ezek alapján a süllő- és más halpopulációk energia-transzformálása a Balaton egységségi területére vetítve?

Fenti kérdések tanulmányozása alapján miként jellemezhető a süllő- és más halállományok helyzete és biológiai szerepe (niche) a Balaton ökológiai rendszerében?

A fölvetett kérdések vizsgálatát a balatoni halak trofikus kapcsolatainak és dinamikáinak hiányos feltártsága, a rendelkezésre álló adatok ellentmondásossága és a tavi életkörülmények folyamatos (időnként rohamos) megváltozása indokolták. Fentiekben túlmenően a balatoni halfajok dinamikáinak részletesebb megismerése és a nagyfokú hiányok pótlása tették sürgetővé e tanulmányok végzését, mivel Magyarországon ezeknek nem voltak előzményei.

A vizsgálatok módszerei és főbb eredményei

A tengeri és édesvízi halállományok jelentősége csaknem kivétel nélkül kettős: gazdasági (élelemforrás) és biológiai (niche mint szerepkör). A tanulmányozásukra kifejlesztett elméletek és módszerek mindkét szempontot figyelembe veszik, hiszen a többségükben mesterségesen szabályozott környezeti rendszereinkben a halállományok adott szinten tartása biológiai alapok nélkül aligha lenne elképzelhető (Edwards–Megrey, 1989; Gulland, 1977; Ricker, 1975).

A Balaton halbiológiai kutatása nagy hagyományokkal és hosszú időre vonatkozó adatsorokkal rendelkezik. A mai Balaton és élővilága (arányai-ban) nagymértékben különbözik a korábbi állapotokhoz képest. A halfajegyüttesek az eutrofizáció, a környezetrombolás, az idegen fajok betelepítése, a halászat-horgászat és a faj-habitat kölcsönhatások függvényében átalakultak. Az elsődleges termelés fokozódásával párhuzamosan a halak biomasszája és produktivitása kezdetben növekedett, majd egyre alacsonyabb szintre süllyedt a csökkentett állománykihasználás és a fokozott, fajon belüli és fajok közötti kompetíció hatására. A stabil populációk tág határok között kezdtek ingadozni, s a legtöbb faj állománya „törékennyé, sérülékennyé” vált. A halfajok eltűnése és/vagy inváziója váltakozva jelentkezett, és az új bevándorló elemek a táplálékhálózatokat átalakítva,

a tavi élettér alapvető és hosszú időtartamú ökológiai módosulásait eredményezték. Az 1970-es évek közepétől csökkentett halászat s így a nem kellően szelektív állománykihasználás nagyobb halsűrűséget és alacsonyabb produkcióarányt okozott, amelynek egyik „eredménye” az évente jelentkező halpusztulás (Bíró, 1991a, 1997).

A Balaton különböző jellegű élőhelyein 1967–2001 során végzett vizsgálatok célja a parti övet és nyílt vizet benépesítő halfajegyüttesek struktúrájának s az ebben lezajló tér-idő változásoknak a megismerése volt. Részletelesen, hosszú időre terjedően értékeltük a halászat hozamait (1945–2001). Tanulmányainkat – az utóbbi években – 13 parti övbeli és nyílt vízi területen végeztük az északi és déli partvonalak mentén, a Balaton hosszanti tengelyében (Balatonfűzfő, Balatonalmádi, Csopak, Sajkod, Zánka, Keszthely: nádasok, köves partszakaszok, a partvonaltól 200 és 1500 m-re a nyílt vízben). Analizáltuk a halak eloszlását, táplálékát és táplálkozását, valamint növekedését. Az utóbbi években végzett vizsgálatok 18 északi és déli befolyó halfaj együtteseinek, területi megoszlásuknak (habitat-átfedések), vándorlásuknak, biomassájuknak (kg/ha), produkciójuknak és szaporodási körülményeiknek (reproductive guilds) megismerését célozták. A Balatonra és a Kis-Balaton-víztározóra vonatkozó, becsült biomasszaadatokat összegzését Bíró et al. (2002) adják.

Faunisztika

A múlt század végéig napjainkig megjelent közlemények szerint a tóban és vízgyűjtőjén összesen 47 faj fordult elő, az utóbbi évtizedekben azonban csak 31 faj jelenlétét mutattuk ki. A múlt századtól kezdve összesen 14 idegen halfajt telepítettek a Balatonba, illetve ezek közül néhány spontán bevándorló volt. Jelenleg kb. 20–24 faj gyakori, a fogásokban viszont csak 15–17 faj szerepel. Tavunkat főleg pontyfélék (*Abramis* spp., *Blicca bjoerkna*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Alburnus alburnus*, *Cyprinus carpio*) népesítik be. Domináns ragadozók a fogassüllő, ill. kőssüllő (*Stizostedion lucioperca*, *S. volgensis*), a ragadozó őn (*Aspius aspius*) és a harcsa (*Silurus glanis*). Néhány, korábban kipusztultnak hitt halfaj (pl. a csapósügér, *Perca fluviatilis*, a feketesügér, *Micropterus salmoides*) a tóból kiszorulva önfenntartó állományokat alkot az északi, déli befolyók és a Kis-Balaton vízrendszerének refúgiumterületein. 1970-ben jelent meg a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*), majd 1985-ben a Kis-Balaton I. rekonstrukcióját követően az ezüstkárász (*Carassius auratus gibelio*), mely utóbbi elárasztotta a tó parti övét. A rendszeres tele-

pítések eredményeként az angolnának (*Anguilla anguilla*, 1961-től telepítettek) és a busának (*Hypophthalmichthys molitrix*, 1972-ben kezdték telepíteni) sűrű állományai alakultak ki. A különböző biotópokat benépesítő halegyüttesekre alapvető hatással voltak a betelepítések, a fajok inváziója és eltűnése, a tömeges halpusztulások (1965, 1975, 1977, 1978, 1981, 1984, 1985, 1988, 1991, 1994), a kompetíció, továbbá a különböző populációk egyensúlyának megbomlása.

Kimutattuk, hogy a Balatonba és a Kis-Balatonba ömlő patakok halfaunája hasonló, de a kis vízfolyásokban ritka, védett és veszélyeztetett fajok populációi élnek. A Balaton változatos hidrológiai jelleggel bíró északi és déli befolyói számos halfaj önfenn tartó állományai számára refúgium- (menekülési) területekként szolgálnak. Ezt az intenzív eutrofizálódás során és/vagy idegen halfajok (pl. angolna) túltelepítése kapcsán lehetett megfigyelni. A befolyó patakok jelenleg a veszélyeztetett és ritka fajok számára kizárólagos lakóhelyet jelentenek (lakó-, nevelkedési és táplálékszerző területek). A Zala kivételével ezek a területek helyettesítik a régen lecsapolt berekterületeket és a feltöltött, természetes öblözeteket (Bíró, 2000). Przybylski et al. (1991) írták le elsőként az északi befolyókban előforduló halfajokat és táplálkozásukat. Keresztessy (1996) a különböző, kisebb patakok halfaunájának megismeréséhez járult hozzá, Bíró (1978a, b, 1983, 1997) és Specziár et al. (1997) a Balaton halfajegyütteseinek dinamikáit és trofikus kapcsolataikat tanulmányozták. A területátalakítások következtében a Hévízi-tóban és kifolyójában, illetve a Balatonban és befolyó patakjaiban élő halfajok túlnyomó többségének aránya megváltozott (Bíró et al., 2002). A Kis-Balaton vízminőségvédelmi Tározóban és csatlakozó patakjaiban 20–27 halfaj jelenlétét figyeltük meg (Bíró–Paulovits, 1994). Az utóbbi években (1995–2000) végzett faunisztikai, ökológiai és populációdinamikai tanulmányok 26 halfaj eltérő gyakoriságú előfordulását bizonyították ezekben a vizekben. 1999–2000-ben jelent meg a tó középső vízterületén a törpeharcsa (*Ictalurus nebulosus*), 2001-ben pedig egy északi és egy déli befolyóban a fekete törpeharcsa (*I. melas*), mely utóbbi a Balaton vízgyűjtőjére nézve új faj. A fokozott turizmus, vízminőségromlás, a halászat és horgászat, továbbá a lakóhely-módosulások miatt a fajok döntő többsége veszélyeztetetté vált. Évszaktól függetlenül az apró természetű, veszélyeztetett és védett fajok többsége a befolyó patakok és mellékvizek változatos biotopjaiból esetenként a Balatonba vándorol (2–3. táblázat).

2. táblázat.

A Balatonban, illetve a vízgyűjtő északi és déli befolyóiban előforduló halfajok becsült biomasszája (kg/ha) (Bíró et al., 2002)

Halfaj	Balaton##	KBVT***	Hévízi tó és kifolyója	Eger-víz	Burnót-patak	Örvénycsi-séd	Aszófői-séd	Lovasi-séd	Endrédi-patak	Kőröshegyi-séd	Büdösgáti-víz	Tetves-patak	Jamai-patak	Nagymetszés	Keleti-bozót-csat.	Marótvölgyi-csat.	Lesence-patak	Gyöngyös-patak	Malom-csatorna	Kiskomáromi-cs.
1. Koncér, <i>Rutilus rutilus</i>	1,4–23,4	+	+	3,9	16,8	27,5	–	23,4	1,2	0,9	11,8	+	8,4	+	20,5	–	+	+	+	–
2. Kurta baing, <i>Leucaspis delineatus</i>	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8,1	–	–	–	–
3. Fejes domolykó, <i>Leuciscus cephalus</i>	+	–	+	2,3	–	0,9	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
4. Ónos jász, <i>Leuciscus idus</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
5. Fűrge cselle, <i>Phoxinus phoxinus*</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
6. P. kele, <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	8,6–31,3	+	+	0,7	–	–	–	–	–	0,3	+	0,8	2,1	+	5,4	8,5	+	+	–	–
7. Ragadozó őn, <i>Aspius aspius</i>	+	+	+	–	–	–	–	–	–	–	10,4	20,5	–	22,0	–	–	–	–	–	–
8. Compó, <i>Tinca tinca</i>	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	0,8	0,8	–	0,4	–	7,5	–	–	–	–
9. Fenékjáró küllő, <i>Gobio gobio</i>	+	+	+	6,7	–	–	–	1,2	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+
10. Kűsz, <i>Alburnus alburnus</i>	36,8–59,5	+	+	26,3	2,9	29,1	–	6,1	14,0	6,6	61,1	48,3	+	44,9	7,3	1,5	+	+	+	–
11. Sajt. kűsz, <i>Alburnoides bipunctatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Halfaj	Balaton##	KBVT***	Hévízi tó és kifolyója	Eger-víz	Burnót-patak	Örvényesi-séd	Aszófői-séd	Lovasi-séd	Endrédi-patak	Kőröshegyi-séd	Büdösgáti-víz	Tettes-patak	Jamai-patak	Nagymetszés	Keleti-bozót-csat.	Marótvölgyi-csat.	Lesence-patak	Gyöngyös-patak	Malom-csatorna	Kiskomáromi-cs.
12. Karikakeszeg, <i>Blicca bjoerkna</i>	3,1–19,6	+	-	-	-	-	-	-	-	-	0,7	0,1	-	-	-	-	+	+	+	-
13. Dévérkeszeg, <i>Abramis brama</i>	169–177	+	+	+	5,7	12,5	-	10,7	1,2	0,6	2,6	0,9	-	2,3	11,2	-	+	-	+	-
14. Bagolykeszeg, <i>A. sapa</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15. Lapos keszeg, <i>A. ballerus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16. Garda, <i>Pelecus cultratus</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17. Sz. ökle, <i>Rhodeus sericeus amarus</i>	+	+	+	+	0,5	+	-	0,8	6,5	3,4	20,3	3,6	+	5,2	1,5	-	+	-	+	+
18. Crucian carp, <i>Carassius carassius</i>	+	+	-	-	-	0,3	-	-	2,1	-	-	-	-	-	-	14,8	+	-	-	-
19. Ezüstkárász, <i>C. auratus gibelio</i>	0,24–8,36	11–890+	-	-	4,5	-	-	7,6	5,5	+	9,2	1,2	-	7,5	6,1	-	+	-	+	-
20. Ponty, <i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
21. Kövicsík, <i>Barbatulus barbatulus</i>	-	+	-	0,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
22. Réticsík, <i>Misgurnus fossilis</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	0,9	1,3	-	-	-	-	-
23. Vágócsík, <i>Cobitis taenia</i>	-	+	+	0,6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Halfaj	Balaton##	KBVT***	Hévízi tó és kifolyója	Eger-víz	Burnót-patak	Örvényesi-séd	Aszfóti-séd	Lovasi-séd	Endrédi-patak	Kőröshegyi-séd	Büdösgáti-víz	Tetves-patak	Jamai-patak	Nagymetszés	Keleti-bozót-csat.	Marótvölgyi-csat.	Lesence-patak	Gyöngyös-patak	Malom-csatorna	Kiskomáromi-cs.
24. Harcsa, <i>Silurus glanis</i>	0,72	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
35. Európai angolna, <i>Anguilla anguilla</i>	21,97	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
36. Csapósügér, <i>Perca fluviatilis</i>	+	+	+	0,8	-	-	-	5,8	-	0,5	-	0,2	-	2,9	4,2	-	+	-	+	-
37. Lápi póc, <i>Umbra krameri</i>	?	38-328+	-	-	-	-	-	-	-	-	0,9	-	-	-	-	3,1	+	-	-	-
28. Csuka, <i>Esox lucius</i>	0,48-3,1	+	-	8,5	-	12,9	-	0,8	3,8	-	+	2,4	+	+	1,3	-	+	+	-	-
29. Fogassüllő, <i>Stizostedion lucioperca</i>	1,7-50	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
30. Kőszüllő, <i>S. volgensis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
31. Vágódurbincs, <i>Gymnocephalus cernuus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
32. Tarka géb, <i>Proterorichthys marmoratus</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
33. Menyhal, <i>Lota lota</i>	?	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Összes fajszám	24	21	18	8	4	3	-	7	5	4	5	6	4	11	8	6	13	5	11	5

* Korábbi előfordulás a Gerence-patakban (Bakony); ## becsült adatok az 1995-99. években; *** becsült adatok az 1991-95. években

3. táblázat

A Balatonban, illetve a vízgyűjtő északi és déli befolyóiban előforduló halfajok becsült biomasszája (kg/ha) (Bíró et al., 2002)

Halfaj	Balaton##	KBVT***	Hévízi tó és kifolyója	Eger-víz	Burnót-patak	Örvényesi-séd	Aszófői-séd	Lovasi-séd	Endrédi-patak	Kőröshegyi-séd	Büdösgáti-víz	Tetves-patak	Jamai-patak	Nagymetszés	Keleti-bozót-csat.	Marótvölgyi-csat.	Lesence-patak	Gyöngyös-patak	Malom-csatorna	Kiskomáromi-cs.
34. Kínai razbóra, <i>Pseudorasbora parva</i>	+	+	-	1,9	3,5	2,6	-	1,5	56,7	7,3	4,5	1,5	+	1,5	3,0	-	-	-	-	-
35. Naphal, <i>Lepomis gibbosus</i>	+	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	8,6	-	-	-	+	-
36. Folyami géb, <i>Neogobius fluviatilis</i>	0,48–5,02	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
37. Törpeharcsa, <i>Ictalurus nebulosus</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,7	3,1	-	-	-	-	-
38. Fehér busa, <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
39. Fehér amúr, <i>Ctenopharyngodon idella</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
40. Pettyes busa, <i>Aristichthys nobilis</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
41. Szúnyogirtó fp., <i>Gambusia affinis holbrooki</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
42. Fekete sügér, <i>Micropterus salmoides</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
43. Szivárványsügér, <i>Herotilapia multispinosa</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
44. Fekete törpeharcsa, <i>Ictalurus melas</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Jövevény fajok összes száma	6	5	2	5	1	1	-	1	1	0	1	1	1	3	2	-	-	-	2	-

Halállományok dinamikáinak elméleti és módszertani alapjai

Fogásstatisztikai adatok értékelése

Az 1902–2001. évekre vonatkozó halászati statisztikai adatok havonként és területenként összegezve tartalmazták a különböző években fogott halfajok mennyiségét ($C = \text{kg}$ és darabszám), továbbá a halászat intenzitását ($f = \text{óra év}^{-1}$) a tó öt halászati területére vonatkozóan. A fogási adatokat az összmennyiségből ($t \text{ év}^{-1}$) területegységre (kg ha^{-1}) számítottuk át, vagy az aktív halászattal töltött időtartamok alapján értékeltük ($\text{CUE1} = C \cdot f^{-1} = \text{kg}$; $\text{CUE2} = \text{kg ha}^{-1} \cdot 100 \text{ óra}^{-1} \text{ év}^{-1}$). A Balatonon a halászat öt, 1000 m hosszú, 4 m mély és 3,5–4 cm szembőségű – azonos szelektivitású – kerítőhálót használt, évente változó intenzitással. Az utóbbi 2–3 évben a kerítőhálókat ritkábban alkalmazták (a területi és időbeli korlátozások miatt), s helyettük állított kopolyuhálókkal (eresztőháló) busaszelekció folyik.

A halpopulációk szerkezete

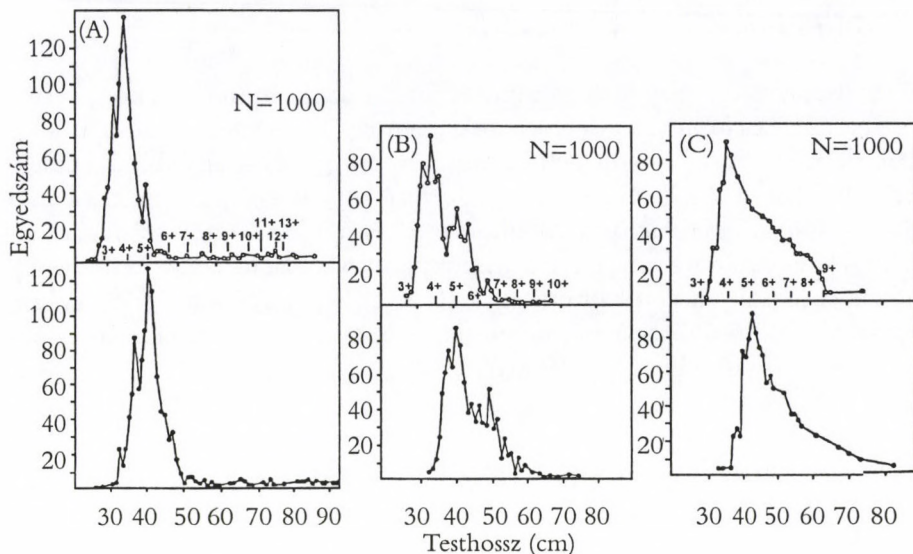
A halpopulációk alapvető struktúraelemeit azok méret és kor szerinti összetétele, valamint az egyedszámok jelentik. Természetes halpopulációk különböző korcsoportjain belül a testméretek kisebb-nagyobb átfedésekkel, általában normál (Gauss-görbe szerinti) megoszlást mutatnak, s ennek hisztogramja a populáció mindenkori szerkezetét jelzi. Ezek számszerű értékeinek egymást követő tér-idő mintázatai a populáció szerkezeti változásainak sorozatát, dinamikáit mutatják (Cassie, 1957; Tanaka, 1962). A kor és méretstruktúra térben és időben változó, amint azt a fogassüllő és más fajok is bizonyították (Bíró, 1990a) (2. ábra).

Az állomány nagyság közelítő becslése

A halpopulációk számszerű meghatározására direkt (az egyedszámok közvetlen számlálása pl. ultrahangtechnikával) és indirekt (becslésen alapuló) módszereket alkalmaznak (Ricker, 1975). Mindkét eljárásnak, de különösen a becsléseknek számos válfaja ismert. A „jelölés-visszafogás” módszerei (Chapman, 1968; Robson–Regier, 1968) mellett a pillanatnyi állomány-

nagyság becslésére gyakran alkalmazzák belvizekben Leslie–Davis (1939), illetve De Lury (1947) regressziós módszerét, amely az időegységenkénti fogások mennyiségi csökkenésén (ismételt halászat során fellépő állományritkuláson) alapszik. Ez természetszerűen a halászatnak tulajdonítható populációfogyatkozás eredménye. Ideális esetben az állománycsökkenés csaknem lineárisan halad a teljes kipusztulás irányába. Az időegységenkénti fogásértékek és a kumulatív módon összesített fogásmennyiségek, illetve halászati időtartamok regressziójának metszéspontja az abszcisszán a populáció nagyságának (egyedszám, összes tömeg) becslött értékét jelenti.

A balatoni fogassüllő-populáció biomasszáját (B) és egyedszámát (N)) a havonkénti fogásstatistikai adatokból becsültük a tó különböző területeire Leslie–Davis (1939) szerint: a CUE1 és a kumulatív fogásértékek regressziója megadja az eredeti populáció nagyságát. Az állománynagyságot (biomassza, egyedszám) az egyes hónapokra vonatkozó időegységenkénti fogásértékek ($\log CUE1$) és a halászati intenzitás (f) kumulatív értékeinek regressziójából is meghatároztuk, mely az előzőhöz hasonló statisztikai adatokat eredményez (Bíró, 1991a).



2. ábra

A fogassüllő méretmegoszlása a Balatonban, a különböző korcsoportok átlagméretének feltüntetéseivel. Fölül: törzhossz, alul: teljes testhossz.

(A): ÉK-i medence, (B): tóközép, (C): DNY-i medence (Bíró, 1985, 1990b)

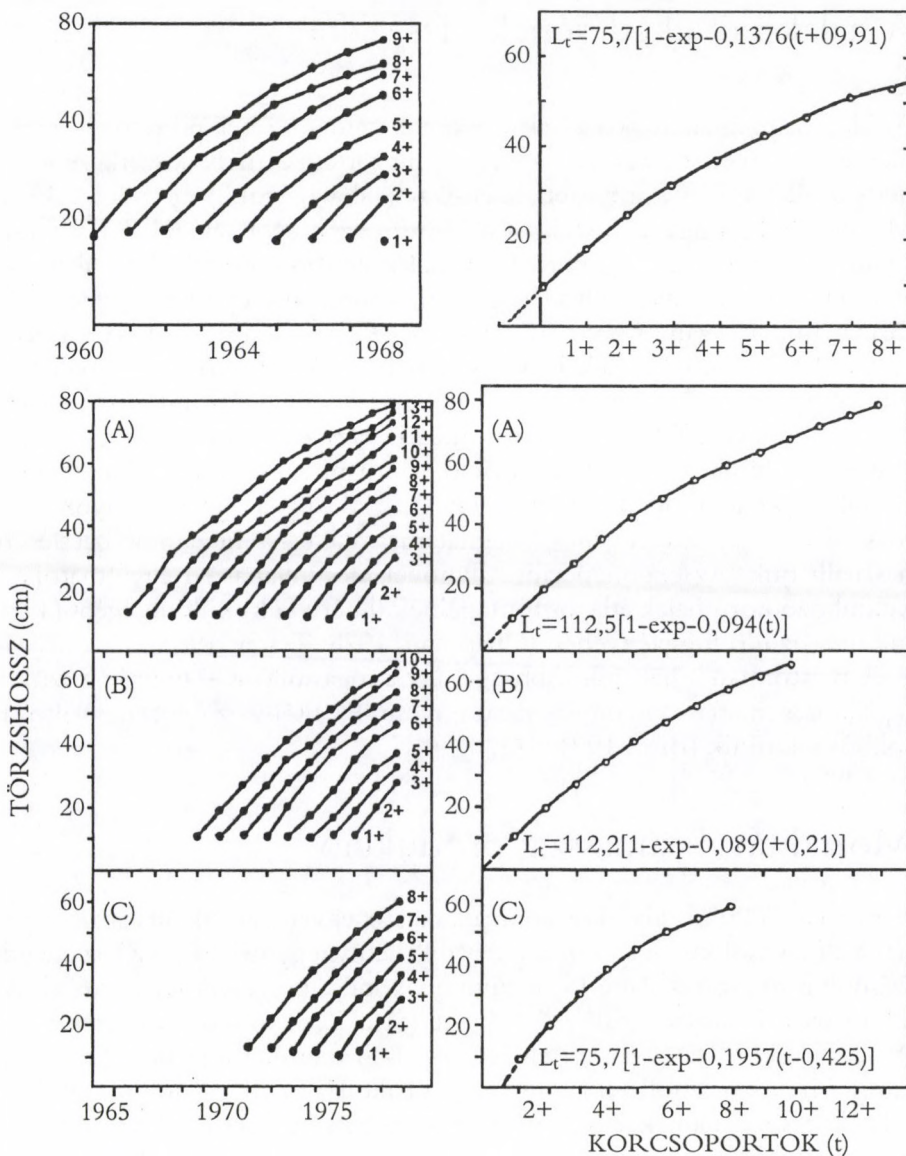
A halak növekedésének vizsgálata

Az életkor meghatározása a halak testének kemény részein kialakuló nyári, illetve téli növekedési zónák száma szerint történik, melyek szerkezete genetikai, élettani és környezeti hatásokat („álvggyűrűk”) egyaránt tükröz. Megfigyelték, hogy a növekedési gyűrűk szélessége és a hal testhossza egyenesen arányosak egymással. A halak testhossznövekedése általában aszimptotikus (S alakú telítődési görbe), a tömegnövekedés exponenciális formát mutat. Számos halfaj növekedésének matematikai leírására Bertalanffy (1957) modelljét alkalmazzák, amely az összes között az egyik legjobban ismert és használt eljárás. A növekedés jellegétől függően használható a Gompertz-féle, logisztikus, lineáris vagy exponenciális függvény is (Beverton–Holt, 1957). A populáció szintű növekedés leírására alkalmas Bertalanffy-féle modell paramétereit (L_∞ , K , t_0) a halállományok biomasszájának, produkciójának meghatározására és a hozamok becslésére használhatjuk. Az exponenciális súlynövekedés pillanatnyi együtthatóját a különböző korú halak átlagos tömegeinek (\ln értékek) különbségéből kapjuk meg az idő függvényében (Chapman, 1978; Tesch, 1968).

A Balatonban a halfajok többsége, így a fogassüllő is – nyilván a szűkös táplálkozás miatt –, viszonylag lassú növésű. Ez a tény az évtizedes változásokból is kitűnik (Bíró, 1991a) (3. ábra).

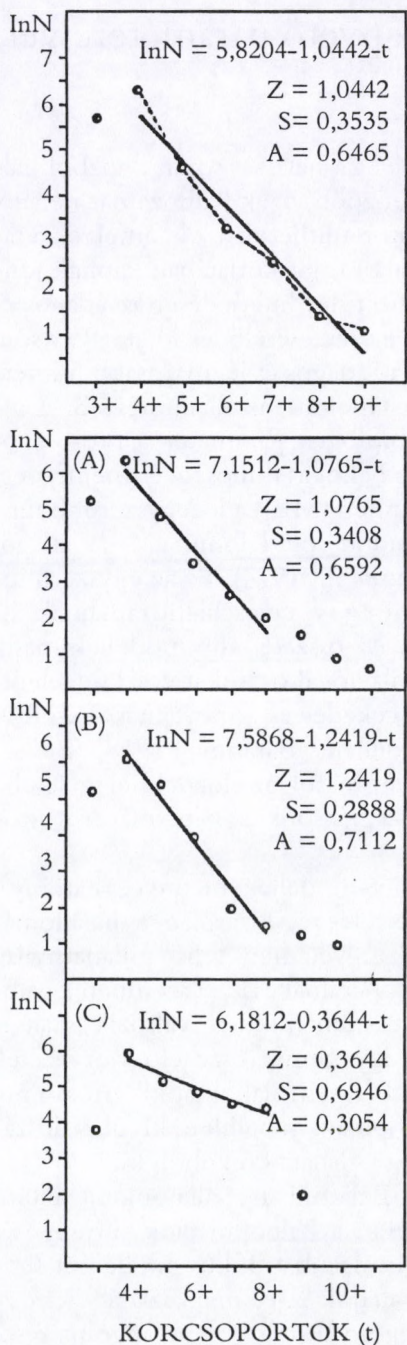
Mortalitás, biomassza, produkció

A populáció különböző korcsoportjaiban az egyedszámok általában exponenciálisan csökkennek, a mortalitás pillanatnyi együtthatója (Z) az egyedszámok természetes alapú logaritmusaik különbségeivel fejezhető ki. Az állományra jellemző „túlélés” arányát (S) a Z exponenciális értéke adja ($S=e^{-Z}$), s ebből az éves mortalitás ($A = 1-S$) mértéke fejezhető ki. Azokban a vizekben, ahol rendszeres halgazdálkodás folyik, a populációk idősebb korcsoportjainak csökkenését – a természetes okokból bekövetkező pusztuláson kívül – a halászat okozza. Ennek értelmében a pillanatnyi teljes mortalitás (Z) „halászati” (F) és „természetes” (M) mortalitásból tevődik össze. A mortalitás paraméterei fajon belül, továbbá térben és időben tág határok között változnak környezeti és művi behatásokra, ezért korrekt meghatározásuk gyakran kritikus (Ricker, 1975). A fogassüllő – és a többi faj – mortalitásának és túlélésének arányai időben és a Balaton hossztenge-



3. ábra

Balra: A balatoni fogassüllő évjáratonkénti törzshossznövekedése a Balaton ÉK-i medencéjében (1970–71), alatta a tó ÉK-i (A), középső (B) és DNy-i medencéjében (C) (1978). Jobbra: Az évenkénti törzshossznövekedés Bertalanffy-modelljével (Bíró, 1991a)



lye mentén is nagymérvű különbségeket mutattak (4. ábra).

A testsúlynövekedés pillanatnyi együtthatója (G) a mortalitási rátához hasonló módon (súlyértékekkel) számítható (Chapman, 1968). A halak különböző korcsoportjaiban az átlagos biomassza nettó növekedése adja a produkciót (P). A biomasszát a szaporodásra képes állomány arányában becsültük (Ricker, 1958), az utánpótlást jelentő halak biomasszáját pedig az átlagos biomassza részeként vettük figyelembe (Backiel, 1971). Mennyiségi meghatározását Le Cren (1962), Chapman (1968), Frost-Kipling (1967), Allen (1951), Mann (1965) szerint végeztük, alapul véve Entz-Lukacsovics (1957), valamint Ribíánszky-Woynárovich (1962) által a balatoni fogassüllők termékenysége és ikraszámára közölt adatokat. A különböző korcsoportok produkcióját térben és időben változó P/\bar{B} arányokkal hasonlítottuk össze. A fogásstatisztikai adatok ismeretében a halpopulációk biomasszáját és produkcióját a Balaton területegységére vetítettük.

4. ábra

Mortalitás és túlélés arányai a fogassüllő halászattal kihasznált korcsoportjaiban.

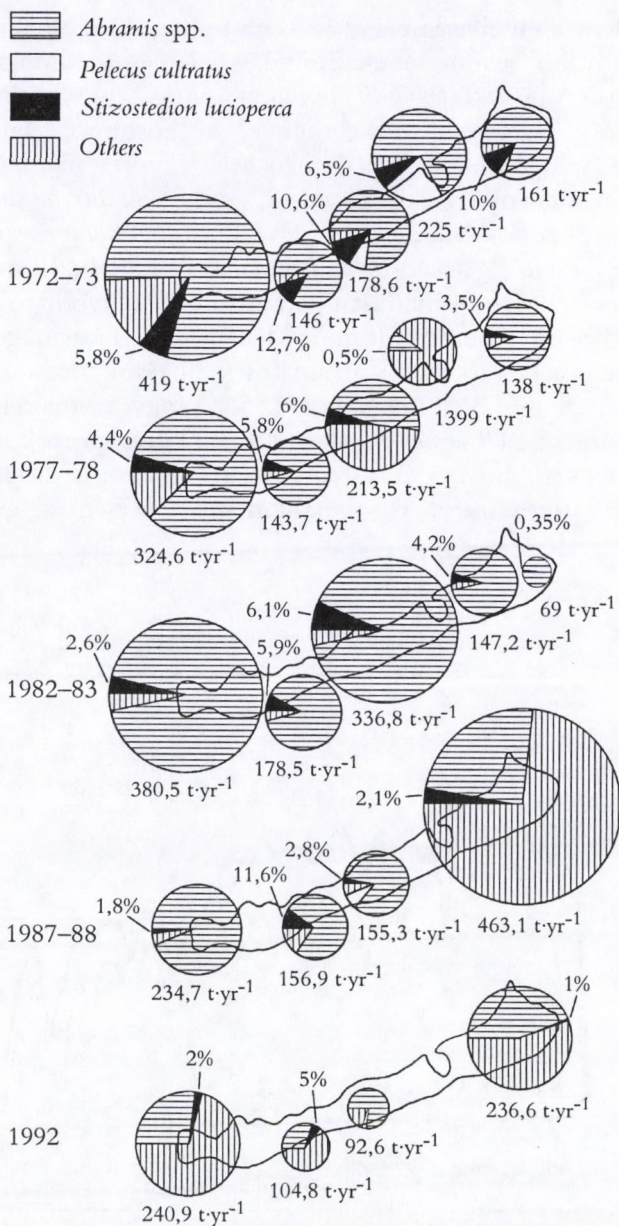
Fölül: 3+-9+ korcsoportokra az ÉK-i medencében (1970),
 alul: 3+-11+ korcsoportokra az ÉK-i (A),
 középső (B) és DNY-i medencékben (C)
 (1978) (Bíró, 1991a)

Hozambecslés a populáció alapvető paramétereivel; állománykihasználás

A hozam a populációnak az a része, amelyet a halászat során a vízből halhús formájában eltávolítunk. A legkülönbözőbb vizek halhozamát néhány fontos tényező határozza meg. Ezek között említhetők azok, amelyek a tavak limnológiai osztályozásában vagy a halászat gyakorlatában kapnak fontos szerepet. Alapvető fizikai tényezők a terület kiterjedése, az átlagos és maximális mélység, a partvonal hossza és a vízkicserélődés ideje (Rawson, 1955). Lényeges fizikai-kémiai tényezők az átlagos és legmagasabb hőmérséklet, az oxigén és az összes oldottanyag-tartalom, az alkalinitás stb. A vizek produkciójának becslésekor fontos biológiai paraméter a fito-, zooplankton, a fenékfauna, az élőbevonat és a halfogás minőségi és mennyiségi összetétele. A Ryder-féle morfoedafikus index (MEI) a legegyszerűbb modell, amely a halhozamot (Y) az összes oldott sótartalommal és az átlagos vízmélységgel hozza összefüggésbe (Ryder et al., 1974). Ez az egyszerű index viszonylag jól használható a mérsékelt égövi tavak halhozamainak, illetve termelőképességüknek a becslésére. Az összetettebb modellek másik csoportja a produkcióval kifejezhető populációváltozásokat veszi figyelembe (többlethozammodellek), mások a növekedés és a mortalitás összefüggésein alapulnak (dinamikuskészlet-modellek, Baranov, 1918; Beverton–Holt, 1957; Ricker, 1975), míg megint mások az előzőeknél szélesebb aspektusban tekintik át a társulási és közösségi (trofikus) kapcsolatokat (trofikus dinamikai modellek).

A többlethozam- és a dinamikuskészlet-modellek bizonyos hátránya, hogy változatlan életkörülményeket feltételezve, kizárólag a halállományok dinamikai törvényszerűségeit veszik figyelembe, tehát pillanatnyilag egyensúlyi állapotban lévő populációkkal operálnak. Ezzel szemben a valóságban maga az élő és élettelen környezet is dinamikusan változik, sajátos szezonális ciklusokkal jellemezhető, így nemcsak az élő szervezetek között, de magában az élettelen környezetben sem alakulhat ki tartósan ún. egyensúlyi állapot. Ezt a hátrányt csak a populáción belüli és kívüli változások sorozatának időről időre megismételt vizsgálata küszöböli ki.

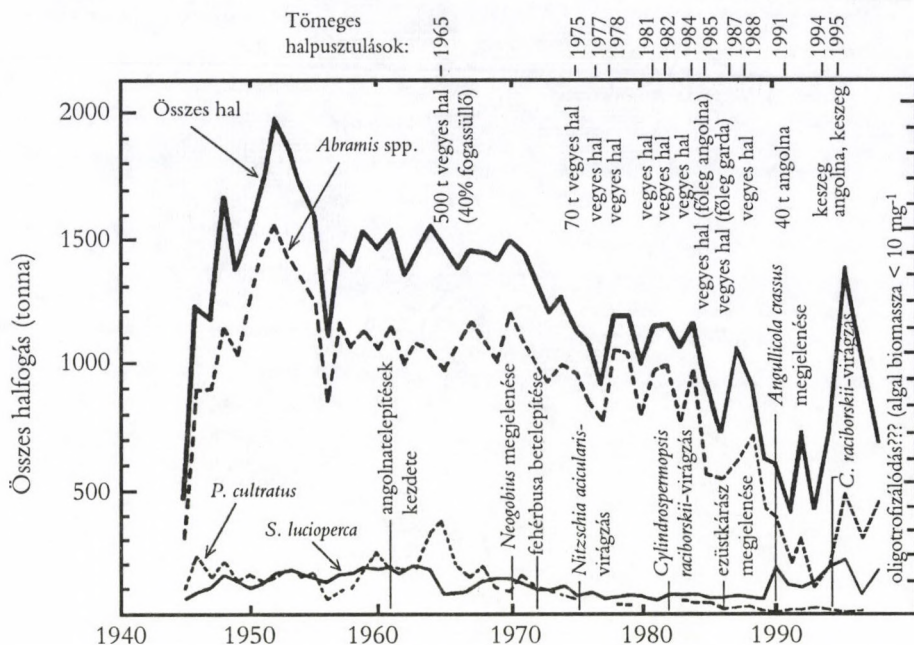
A halhozam/produkció változásai a Balatonban halfajonként eltérő trendeket mutattak. Az utóbbi 20 év során a halpopulációk sűrűsége és biomasszája többé-kevésbé követte a tó hosszanti trofikus grádiensét (hozamok: 7,6–46,3 kg/ha). A különböző halfajok %-os megoszlását elemezve a hozamokban 1980–98 között, lényeges változás volt az angolna rész-



5. ábra

Halhozamok (t/év) a Balaton különböző vízterületein s a gyakoribb halfajok arányainak változása (Bíró, 1977a, 1997)

arányának jelentős emelkedése. Az 1991-es tömeges angolnapusztulást követően a faj további telepítését betiltották, s jelenleg az állomány teljes lehalászása folyik. A busa (*Hypophthalmichthys molitrix*) arányának növekedése intenzív kopoltyúhálózás következménye. Az „őshonos” fajok általános ingadozása és aránycsökkenése jellemző a betelepített fajokkal (angolna, busa) és a bevándorolt ezüstkárasszal (*Carassius auratus gibelio*) szemben. A fogassüllő- (*Stizostedion lucioperca*), dévérkeszeg- (*Abramis* spp.), ragadozó őn- (*Aspius aspius*), garda- (*Pelecus cultratus*) és küsz- (*Alburnus alburnus*) populációk megváltozott dinamikai paraméterei e mélyreható változásokat jelzik. Az utóbbi 30 évben a különböző halfajoknak a kormegoszlásában és növekedésében bekövetkezett folyamatos változások kedvezőtlen irányt vettek. 1975 után a süllőállomány 1/2–1/6-ára fogyott, majd lassú regenerációt mutatott. Az 1970-es évektől az idősebb korcsoportok aránya növekedett, s az egyedi hossz- és súlynövekedés gyorsult, de 1997–98-ban visszaállt az 1970-es szintre. A keszegállomány népessége az eutrofizálódás

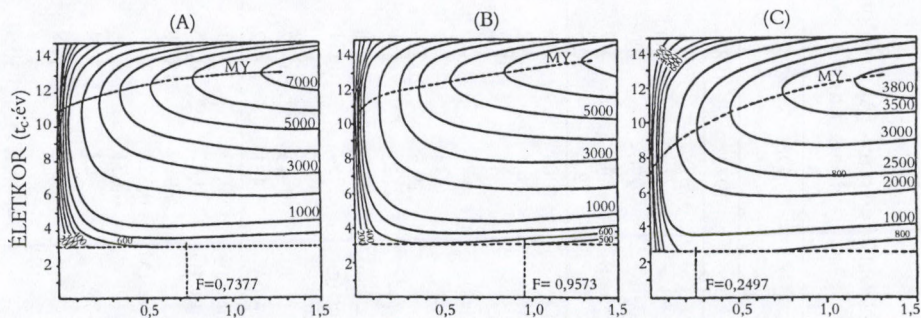


6. ábra

Halhozamok (t/év) a Balatonban 1945–1998 között. Fölül: tömeges halpusztulások éve és az elpusztult fajok becsült mennyisége, alul: a tő életében lezajlott főbb változások (Bíró, 2000)

fokozódásával és a halászat-intenzitás csökkentésével párhuzamosan növekedett, s az 1980-as évektől az idősebb korcsoportok részaránya szignifikánsan nőtt. Az 1994–98 között végzett növekedésvizsgálatok a keszegek még lassúbb növekedését jelezték. Mindkét jelenség egyik oka a kékalgatoxinok tartós hatása lehet. 1950-től az 1980-as évek végéig a garda népessége az 1/10-ére zuhant, majd lassú regenerálódást mutatott. Az egyedi méretváltozásának üteme gyorsult, majd ismét lassult. A ragadozók fő táplálékának, a küsznek népessége és méret szerinti struktúrája is folyamatos és drámai csökkenést mutatott, s hossz-, illetve súlynövekedése jelentősen lassult (5–6. ábra).

A balatoni halpopulációk kor/méret-szerkezetének, dinamikáinak kutatása során mennyiségileg meghatároztuk a fogassüllő (*Stizostedion lucioperca*), a dévérkeszeg (*Abramis brama*), a garda (*Pelecus cultratus*), a ragadozó őn (*Aspius aspius*), a küsz (*Alburnus alburnus*), az angolna (*Anguilla anguilla*), a fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix*), a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*), a ponty (*Cyprinus carpio*), a bodorka (*Rutilus rutilus*), a kele (*Scardinius erythrophthalmus*), a karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) populációinak főbb paramétereit (népességsűrűség, növekedés, biomassza, produkció, P/\bar{B} -arány, mortalitás) (Bíró–Garádi, 1974; Bíró, 1970, 1981, 1985, 1990b). A „dinamikuskészlet-modell”-lel, amely a dinamikai paraméterekre épül, becsültük több faj hozamait. Vizsgáltuk s mennyiségileg leírtuk a fogassüllő, dévérkeszeg, küsz szaporodó állományai és természetes utánpótlásuk összefüggéseit, egyensúlyi helyzetüket s a népességsűrűséget szabályozó mechanizmusokat (Bíró, 1991a, 2000).



7. ábra

„Dinamikus készletmodell” a fogassüllőre a Balatonban. Beverton–Holt (1957) szerint meghatározott hozam-izogörbék ($Y/R=g$) az életkor (t_c) és a halászati mortalitás (F) függvényében az ÉK-i (A), a közép-ső (B) és a DNy-i medencében (C) (Bíró, 1977a, 1991a)

4. táblázat

A balatoni dévérkeszeg- (Abramis brama), a fogassüllő- (Stizostedion lucioperca), a ragadozó őn- (Aspius aspius), a garda- (Pelecus cultratus) és a küsz- (Alburnus alburnus) populációk paramétere (Bíró, 1978a, 1981)

Paraméter	Dévérkeszeg		Fogassüllő		Ragadozó őn	Garda	Küsz	
							szaporodó állomány	parti öv
	1973	1983	1973	1984	1975–79	1982–91	1986	1991–92
Biomassza (t)	9578	10674	578	95,4–292	21,8	–	–	–
(kg*ha ⁻¹)	160	180	9,7	1,6–4,9	0,37	–	36,7–59,4	4,8–12,4
Sűrűség (ind.*ha ⁻¹)	270	300	15	2,4–7,5	0,4	–	9238–22188	–
Production (kg*ha ⁻¹)	44	49	4,9	0,9–2,6	0,1	–	17,5–29,5	–
P/B = %)	72,6	70,5	50	39–63	28,6	22,8–26,6	47,7–49,7	29,1–56,1
Hozam (t*év ⁻¹)	1004	543	119	45,2	10,7	135	–	–
(kh*ha-1*év ⁻¹)	16,8	7–42	2	0,8–2,8	0,18	2,26	–	–
CPUE (t*100h ⁻¹)	43	47,2	3,9	–	0,52	3,2–6,8	–	–
Minimum kor (év)	2,4	2,6	2,9	2,6–3,1	3,6	3,6	–	–
Maximum kor (év)	14	15	15	–	15	14	–	–
Átlaghossz (cm)	19,5	20–26	36	35–43	42,2	26,6	5,5–7,5	3–4,5
Átlagos tömeg (g)	172	231	603	572–1019	1136	203–223	3,5–5	1,5–3
Maximális hossz (cm)	47,7	50,8	75,7	75,7–112,5	68,2	40,4–51,8	13,5	12
Maximális tömeg (g)	2754	4871	6429	5577–14230	3884	709–786	28,5	–
Életkor a maximális hozamnál (év)	9–13	10–12	4	9,5–10	–	–	–	–
Optimális tömeg (g)	431	942	1436	426–474	–	–	–	–
Növekedési konst. (K)	0,13	0,11	0,14	0,09–0,196	0,15	0,12–0,18	0,11	0,079–0,31
Növekedési konst. (G)	0,47	0,25	0,51	0,52–0,69	0,23	0,22–0,24	0,30–0,54	0,31–0,52
Mortalitás (Z)	0,999	1,039	1,044	0,36–1,24	0,674	0,48–0,55	0,87–1,16	0,47–1,28
Természetes mort. (M)	0,328	–	0,373	0,11–0,34	0,183	0,0798	–	–
Halászati mort. (F)	0,671	–	0,671	0,25–0,96	0,491	0,399–0,475	–	–
Éves mort. (A=%)	62	64	65	30–71	48	38–43	49–69	38–72
Túlélés (S=%)	38	36	35	29–69	52	57–62	41–49	28–62
Az állománykihasználás aránya (E=%)	40,7	30,3	41	20,8–55	35,6	32–49	–	–

A fogassüllő, dévérkeszeg, garda, küsz hozamait a Beverton–Holt (1957) féle „dinamikuskészlet-modell” szerint becsültük. A modellben három paraméter ellenőrizhető folyamatosan: a halászati mortalitás mértéke (F), a kifogott legkisebb halak életkora (t_c) és a maximális életkor (t_{\max}) (7. ábra). A modell alapján értékeltük a hozamot (Y_n/R), a súly szerinti biomasszát (P_w/R), a kifogható, különböző korú halak átlagsúlyát (W) és átlagos törzshosszát (L). Az állománykihasználás arányát (E) Cushing (1968) után becsültük ($E = (F/Z)(1-e^{-Z})$) (Bíró, 1977a, b, 1991a, 2000). A Balaton fontosabb halfajainak alapvető populációdinamikai paramétereit a 4. táblázat összegzi.

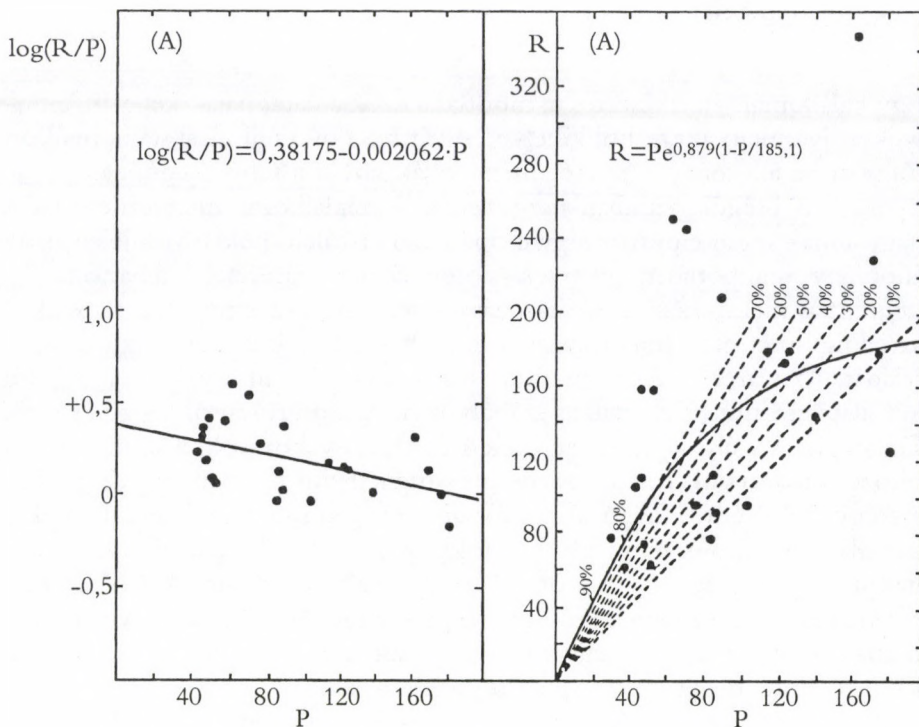
A szaporodó állomány és a természetes utánpótlás összefüggései

Egy halállomány természetes utánpótlását azok a fiatal halak képezik, amelyek az ívás után az ikrából kikelve és kritikus korai fejlődési stádiumaikon túljutva az állomány veszteségeit pótolják, azt mintegy megújítják. Túlnyomó többségük azonban még az önálló táplálkozás megkezdése előtt vagy annak során elpusztul. Így csupán azok a túlélő példányok jelentik az állomány utánpótlását, amelyek potenciálisan ivaréretté válhatnak. Az utánpótlás mennyiségi meghatározása – bár egyszerű elméleten alapszik – az eddig ismertett populációdinamikai paraméterek közül a legnehezebb feladat. Az ivarérett állomány és az utánpótlás arányait a populáción belül két alapvető típusú mortalitás szabályozza: egyedsűrűségtől függő és ettől független. A szélsőséges hőmérsékleti és vízállásváltozások, a szennyezések okozta pusztulások mind a sűrűségtől függetlenül ható mortalitás példái. Az egyedsűrűségtől függő tényezők viszont igen szorosan kapcsolódnak a populáción belül érvényesülő hatásokhoz, mint amilyenek pl. a kannibalizmus, a betegségek, a ragadozás módja, az élőhely táplálékkészletének csökkenése stb. Az egyedsűrűségtől függő tényezők általában egymás ellen hatnak: kompenzálják, kiegyenlítik egymást, s a populációt egy rövidebb időn át adott átlagértéken (egyensúlyban) tartják.

Az állomány megújulásával kapcsolatos ún. reprodukciógörbék arra az alapvető kritériumra épülnek, hogy a populáción belül döntő mértékben egyedsűrűségtől függő mortalitás hat. Ez pedig főleg korai fejlődési stádiumokat (lárvák) érint. Sűrű populációban a pusztulás számottevő, ritka egyedsűrűség mellett viszont a túlélés aránya alakulhat kedvezőbben.

A nagy változatosságot mutató reprodukciógörbe általában kupola formájú, amelynek bal oldali ága jelzi, hogy ott az utánpótlás mennyisége nagyobb, mint maga az ivarérett állomány. A maximális értéktől jobbra találunk egy olyan pontot, ahol az utánpótlás és a szaporodóképes állomány nagysága megegyeznek, majd ettől kezdve az utánpótlás mennyisége az ivarérett állományhoz képest fokozatosan vagy ugrásszerűen csökken. Ezt az általános érvényű összefüggést elsőként mennyiségileg Ricker (1954) fogalmazta meg, s számos szerző alkalmazta különböző tengeri és édesvízi halfajra.

Beverton és Holt (1957) az utánpótlás mennyiségi leírására olyan alternatív görbéket javasoltak, amelyek a maximális utánpótlás értéke felé aszimptotikusan közelítenek az állomány nagyság növekedésével párhuzamosan. Ez olyan halfajokra alkalmazható, amelyeknél az utánpótlás mennyiségét, tehát a felnö-



8. ábra

(A): A $\log(R/P)$ és P tömeg szerinti értékeinek regressziója a fogassüllőre. (B): A szaporodó állomány (P) és a természetes utánpótlás (R) Ricker (1975)-féle összefüggése a fogassüllőre, az állománykihasználás különböző, %-os szintjein (Bíró, 1991b)

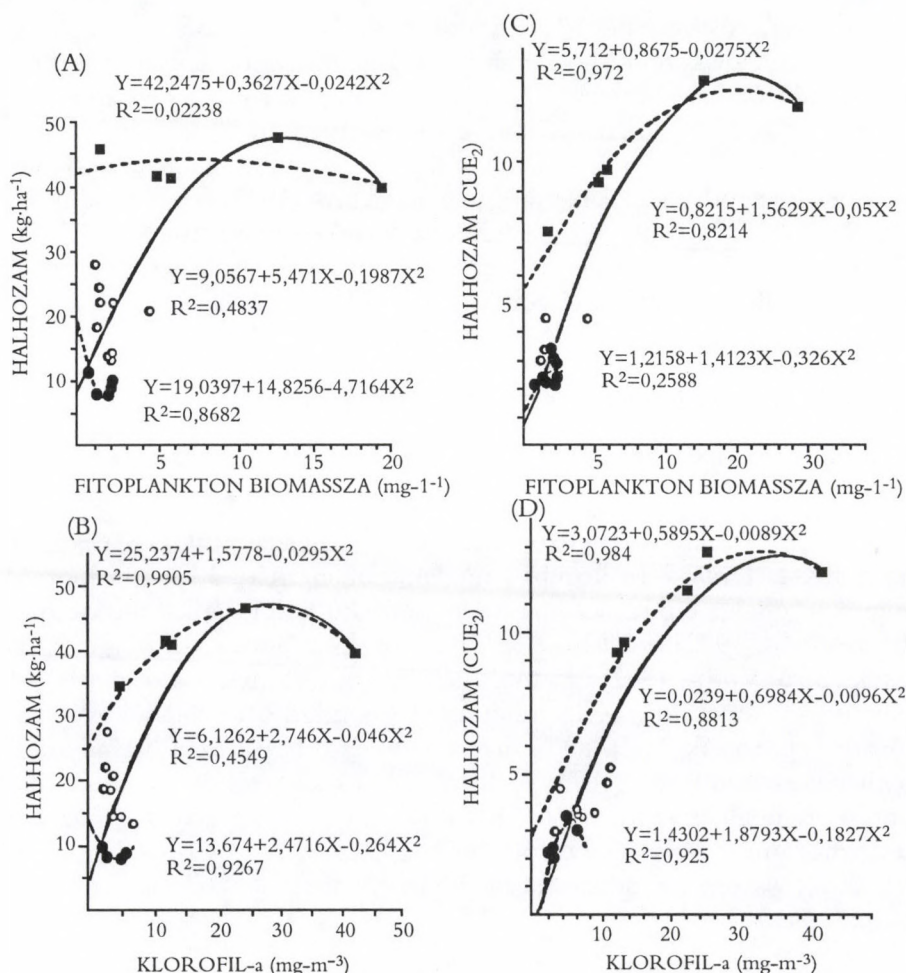
vekvő generációk egyedsűrűségét döntő mértékben a hozzáférhető táplálék-készlet és a rendelkezésre álló élettér határozzák meg, vagy abban az esetben, ha a ragadozók hatása intenzív (Bagenal, 1973). Sok faj esetében azonban a túlhalászsótság kerül előtérbe (Cushing-Harris, 1973) mely az állományok labilitásához vagy teljes eltűnéséhez vezethet. A szaporodó állomány és a természetes utánpótlás arányainak becslésére Ricker- (1975) féle reprodukció-összefüggést alkalmaztuk. A fogassüllő és a dévérkeszeg, valamint a garda és a küsz reprodukciógörbéi telítődési formát mutatnak. Ezek az összefüggések a Balaton tápláléklimitáltságát igazolják (Bíró, 1991a, b) (8. ábra).

Abiotikus és biotikus tényezők kapcsolata a halprodukcióval

Az 1964–79. évekre vonatkozó halászatstatisztikai adatok (CUE2) és a Balaton ÉK-i, DNY-i és középső medencéjében mért átlagos a-klorofill ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), és alga biomassza ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$) másodfokú polinomokat illesztettünk (Bíró-Vörös, 1982) (9. ábra). A CUE2 adatok, az a-klorofill ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) értékek (Bíró-Vörös, 1982) és a tó öt halászati területének morфомetriai jellemzői (partvonal hossza/vízterület aránya: $\text{km}\cdot\text{km}^{-2}$) között többváltozós lineáris regressziókat (1971–80), illetve egy- és többváltozós hatványfüggvényeket számítottunk (1971–82), s többszörös korrelációval analizáltuk a fenti összefüggések szorosságát. Kiderült, hogy a fenti mutatók és a dévérkeszeghozamok (valós és becsült értékek) között szoros összefüggés van (10. ábra), viszont a ragadozó fogassüllő hozamai már lazább függést mutatnak (11. ábra).

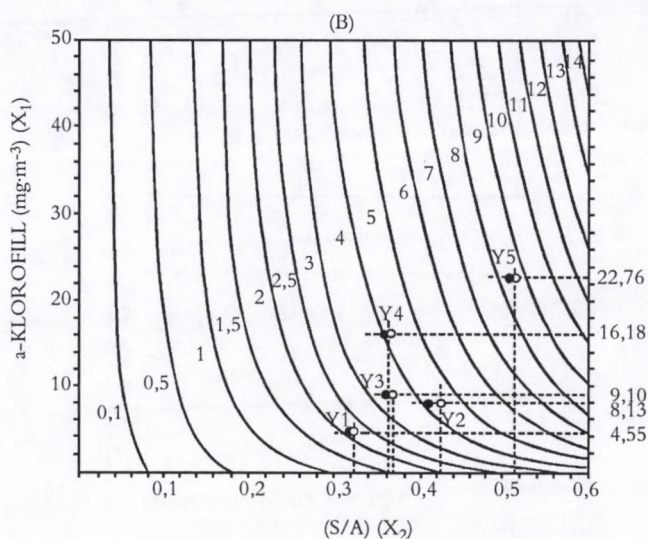
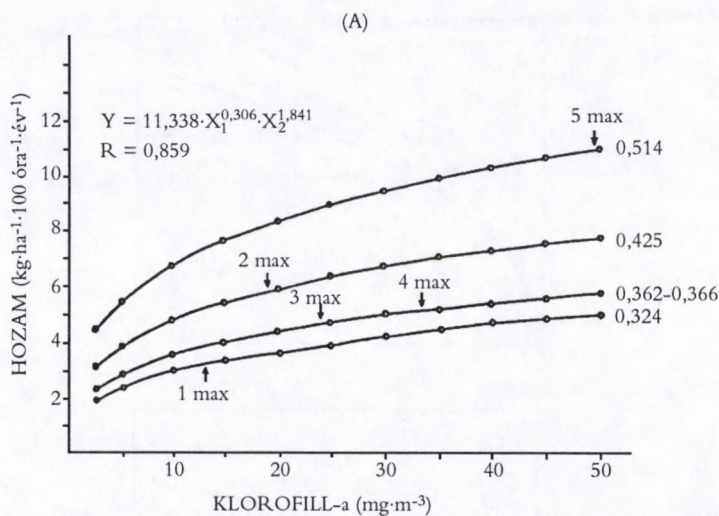
Táplálék és táplálékfogyasztás

A halak táplálkozása, a táplálék és emésztés vizsgálata területén a nemzetközi irodalom igen gazdag. Az 1960-as évekig, majd ezután folytatott tanulmányok is nagyrészt a táplálék minőségének és a napi arányoknak a meghatározására irányultak természetes vizekben, nem tekintve a tárgyközökhöz szorosabban nem kapcsolódó biokémiai-enzimológiai vizsgálatokat, amelyek viszont későbbi tanulmányok módszertani alapját képezik (összefoglalásukat l. Windell, 1967; Hoar-Randall, 1969–71 munkáiban). Bajkov (1935), majd Fortunatova (1950) a halak napi táplálékfogyasztásá-



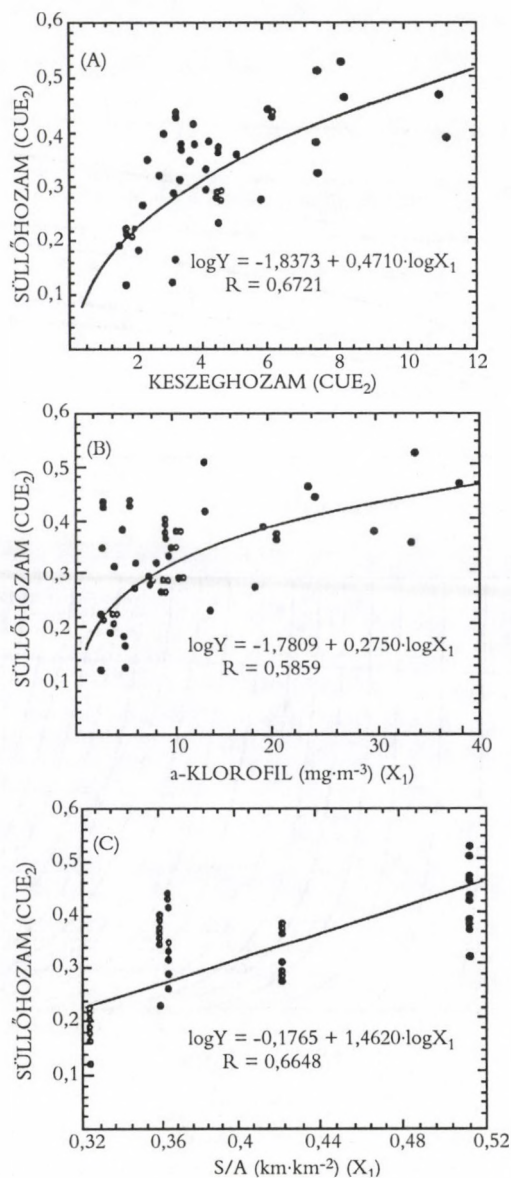
9. ábra

(A): a halhozam (kg·ha⁻¹) és a fitoplankton-biomassza (mg·l⁻¹), ill. (B): a halhozam (kg·ha⁻¹) és a víz a-klorofill-tartalmának (mg·m⁻³) összefüggése (1964–79). (C): Idő- és területegységenkénti hozamok CUE₂ és a fitoplankton-biomassza (mg·l⁻¹), ill. (D): az a-klorofill-tartalom (mg·m⁻³) közötti összefüggések a tó ÉK-i (●---●), középső (O---O) és DNy-i (■---■) medencéjében, ill. a teljes térrületre (-----) (Bíró-Vörös, 1982).



10. ábra

A dévérkeszeg hozamainak (CUE2), a víz a-klorofill-tartalmának ($X_1 = \text{km} \cdot \text{m}^{-3}$) és a parthossz/vízterület arányának ($X_2 = \text{km} \cdot \text{km}^{-2}$) összefüggései a tó öt vízterületén. (A): A hozamok és a víz a-klorofill-tartalmának összefüggése (max = mért maximum). (B): A víz a-klorofill-tartalma (X_1) és a parthossz-vízterület aránya (Y_2) közötti összefüggésből meghatározott hozamizogörbék (kg) a tó öt vízterületére (a hossztengety mentén, ÉK-tól DNY-i irányban: Y_1 - Y_5). ~: valós értékek, 0: becsült hozamok (Bíró-Vörös, 1988)



11. ábra

(A): A fogassüllő- és a keszeghozam összefüggése, (B): a süllőhozam és a víz a-klorofill-tartalma (mg/m³) közötti viszony, (c): a fogassüllő hozama és a parthossz/vízterület arány a (km/km²) közötti összefüggés a Balaton különböző területeire vonatkozó adatok alapján (1971–82)

nak egyszerű vizsgálati módszerét vezették be. Természetes élőhelyről begyűjtött halak egy-egy csoportjának gyomrát vagy bélcsatornáját különböző időközönként feltárva és azok tartalmának átlagos mennyiségét mérve, következtettek az emésztés folyamatára.

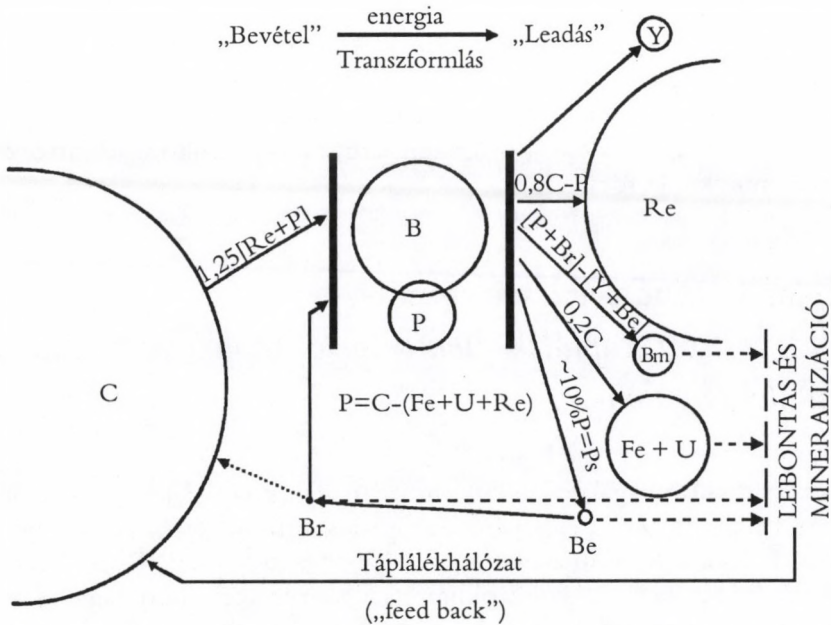
Noha az 1960-as évek elején hasonló vizsgálatok tovább folytatódtak, egyre inkább kezdett kibontakozni az az irányvonal, amely napjainkban is az érdeklődés előterében áll, nevezetesen a táplálék minőségi-mennyiségi összetételének meghatározása után a tápláléksajátítás mérése és a módszerek fejlesztése. Az experimentális tanulmányok a táplálék-asszimiláció alapvető összefüggéseit tárták fel, amelyeknek az utóbbi években tért hódított biomassza- és produkcióvizsgálatokban van jelentősége. Egyéb halfajok mellett a süllővel végzett kísérletek eredményei bővítették a tárgykör ismeretanyagát (Vinberg, 1956; Ivlev, 1961). Ebben a periódusban alakult ki a Vinberg-féle iskola, amelynek módszereit, szemléletét és eredményeit napjainkban egyre szélesebb körben alkalmazzák (Mann, 1965; Backiel, 1971). Davis–Warren (1968) részletesen tárgyalja a táplálkozás és növekedés bioenergetikai kérdéseit.

A táplálék minőségének elemzése, az elfogyasztott táplálék mennyisége: táplálékarányok és táplálékforgalom

A legkiterjedtebb vizsgálatok a különböző halfajok táplálékának és táplálkozásbiológiájának terén végeztük. A táplálék minőségét minden tápcsatornában a fajok előfordulásának százalékában adtuk meg (Bíró, 1991a). A mennyiségi értékelést a gyomrokban talált szervezetek mért vagy becsült súlya, illetve azok száma alapján végeztük. A naponta és havonta elfogyasztott táplálékmenyiségeket Bajkov (1935) eljárása alapján kiszámítottuk, majd a napi és havi táplálékarányokat a táplálékfogyasztási adatokból kaptuk meg. A kapott adatok alapján becsültük pl. az adott méretű fogassüllők éves táplálékforgalmát. Ezt a tó területegységére eső élő biomassza ismeretében ha-ra, illetve m²-re vetítettük (Bíró, 1973, 1977b).

Táplálkozás és biológiai produkció energetikai kapcsolatai: a fogassüllő energiaigényének becslése, táplálékhálózat, energiahasznosulás

Vinberg klasszikus egyensúlyi egyenletét a halak táplálékfogyasztásának és energiaigényének vizsgálatára többen alkalmazták. A táplálékfogyasztás ismeretében a fogassüllő alapanyagcseréjének meghatározásához Vinberg



$$\left[\begin{array}{c} \text{Br} + \text{C} \\ 0,067 + 13,4 \end{array} \right] \xrightarrow{kI - M \cdot 2 \cdot \text{év}^{-1}} \left[\begin{array}{c} \text{Y} + \text{Bm} + \text{Be} + (\text{Fe} + \text{U}) + \text{Re} \\ 0,84 + 1,114 + 0,21 + 2,68 + 8,625 \end{array} \right]$$

12. ábra

A pillanatnyilag stabil állapotú fogassüllő-populáció (3+-9+) energia-transzformálásának sémája és egyensúlyi egyenlete. B = átlagos biomassza, P = éves produkció, C = elfogyasztott táplálék, Y = hozam, Re = légzés (anyagcsere), Fe+U = ürülék és kiválasztott anyagcseretermékek, Bm = elpusztult halak biomasszája, Ps = ivari produkció, Be = termékenyített ikrák biomasszája, Br = ragadozásra áttért ivadékok (utánpótlás) biomasszája (1970) (Bíró, 1991a)

(1956, 1961) eljárását alkalmaztuk, s az adatok kiszámításánál Mann (1965) és Backiel (1971) módszerét követtük: $C = 1,25 (Re + P)$, ahol C = táplálékfogyasztás, Re = respiráció (légzés vagy anyagcsere), P = produkció. Az összefüggés feltétele az, hogy a bekebelezett táplálék emészthető része 80%, míg 20%-a emészthetetlen, illetve ürülék stb. formájában ($U + Fe$ = vizelet és ürülék) kiválasztásra kerül. Vinberg a táplálékigény s egyben az anyagcsere mértékére az oxigénfogyasztásból következtet. Édesvízi halakra – köztük a fogassüllőre – meghatározott s általánosan elfogadott anyagcsere-egyenlete az oxigénfogyasztás meghatározásán alapul (Vinberg, 1956; Mann, 1965; Backiel, 1971). Az alpanyagcsere becsléséhez Vinberg (1956, 1961) a következő formuláját alkalmaztuk:

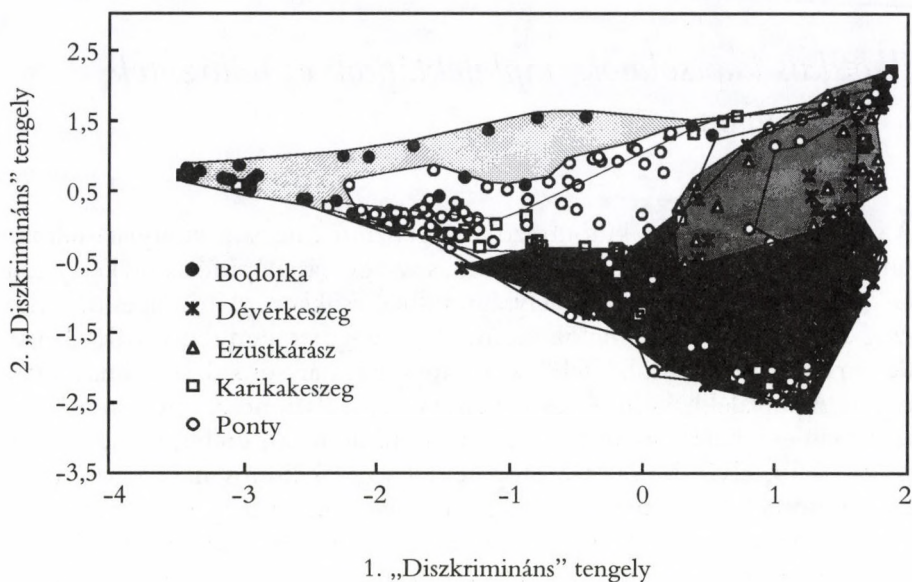
$$Re. (ml O_2 \text{ órá}^{-1}) = 0,3 W^{0,8},$$

ahol W = a hal testsúlya g-ban, Re = légzés vagy alpanyagcsere 20 °C-on. A táplálékfogyasztás és a Vinberg módszerével meghatározott energiaigény paramétereivel, valamint a süllőpopulációra meghatározott egyéb paraméterek alkalmazásával következtettünk a süllőállomány energia-transzformációjára. Erre nézve egyensúlyi egyenletet határoztunk meg Backiel (1971) eljárását véve alapul (12. ábra). A „bevétel” és a „leadás” oldala 13,47 kJ m⁻² év⁻¹ értéknél egyensúlyba került (Bíró, 1991a).

Trofikus kapcsolatok, táplálékláncok és hálózatok a Balatonban

A sekély Balatonban a különböző energiaszintek becsült energiatartalma 5 milliárd és 5 ezer J m⁻² között változó, s az egymásra épülő szinteken jelenlévő fajok (taxonok) száma nagyságrendileg csökken. A tömeges dévérkeszeg és az elsődleges termelők mennyiségi függését igen szorosnak találtuk, de a ragadozó fogassüllő felé ez a kapcsolat már sokkal lazábbnak bizonyult. A táplálékhálózatok szövevényes kapcsolatrendszerének minőségi-mennyiségi feltárása során a versengés (konkurencia), niche, niche-átfedés, szegregáció, elvándorlás (a biotop telítettsége) különös hangsúlyt kapott. Bizonyították, hogy közel egy nagyságrendnyi különbség van a parti öv és a nyílt víz anyagforgalmában, de ugyanígy eltér a planktonikus táplálékhálózat a bentonikustól, mely utóbbi (élőbevonat-perifiton/epilítion-makrobentosz-hal) a sekély Balatonban számottevően nagyobb energiatömeget közvetít a halak felé (Bíró, 1995a, b). A parti öv a halak szaporodási és az

ivadéknevelkedési területe; a vegetációs időszakban a pontyfélék zöme itt szerzi táplálékát. Elterjedésük a lakóhelyek jellege miatt is mozaikos, és mivel a rendelkezésre álló táplálékkészlet véges, a fajok között kisebb-nagyobb konkurencia alakul ki (Simonian et al., 1995). A halak a zooplankton éves produkciójának kb. 5–10%-át hasznosítják, többnyire méretszelektív módon, kivéve a kifejezetten zooplanktont fogyasztó halakat és a halivadéktömegeket (> 90%). Öt fitofil-fitolitofil pontyféle előbél-tartalom-analízise szerint a dévérkeszeg (*Abramis brama*) generalista: főleg árvaszúnyogokat (31%), detrituszt (17%) és *Corophiumot* fogyaszt. A bodorka (*Rutilus rutilus*) specialista: fő táplálékát bentikus és perifitikus puhatestűek (Dreissena, csigák: 15–47%) és algák (27%) képezik. Az ezüstkárász (*Carassius auratus gibelio*) főleg detrituszt (43,5%), a nyílt vízben zooplanktont fogyaszt (Copepoda + Cladocera: 51%). Időnként nagyfokú specializáció figyelhető meg a *Pisidium* és makrofita fajokra. A karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) zömben *Dreissenát* (47%) és *Corophium curvispinumot* (15%) fogyaszt, de ez a faj a alapvetően vegyes táplálkozási. A ponty (*Cyprinus carpio*) a leginkább specializált a *D. polymorphára* nézve (61%), táplálékának többi részét szerves törmelék (14%), *Corophium* (8%) és árvaszúnyogok

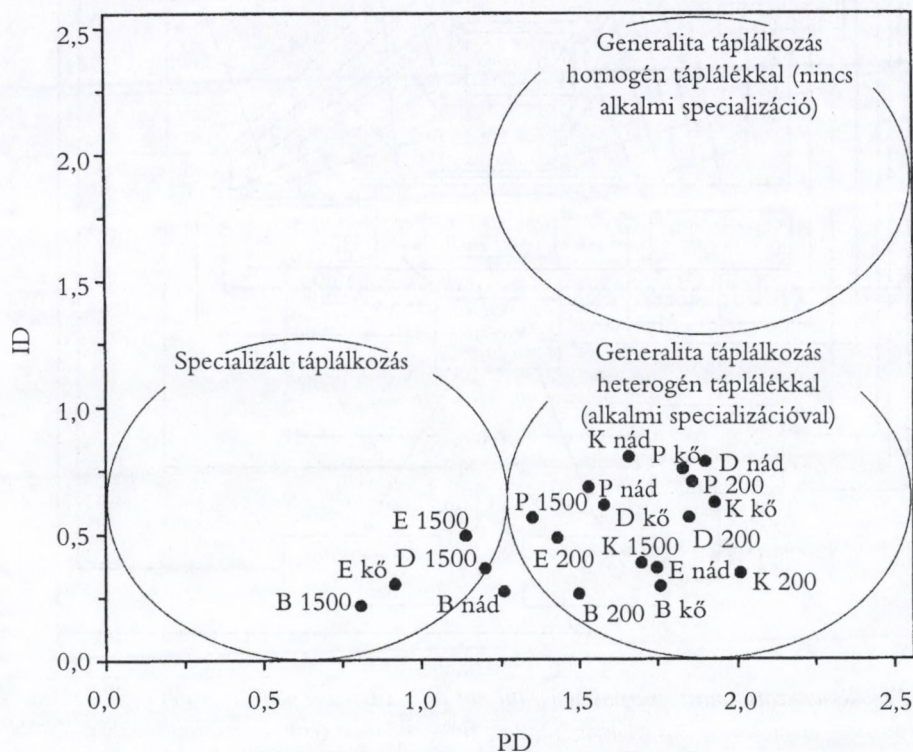


13. ábra

Öt pontyféle táplálékának átfedése (Specziár et al., 1997)

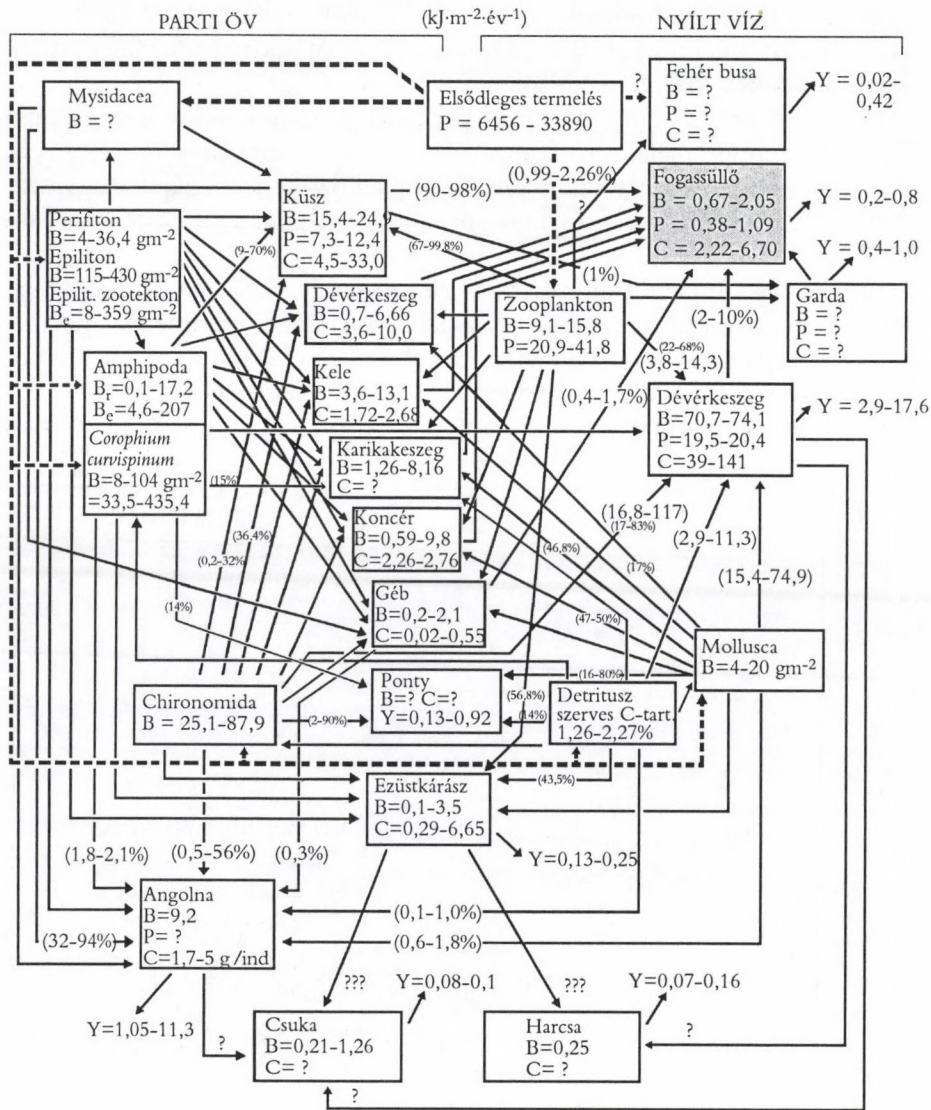
(6,4%) alkotják. A különböző pontyfélék táplálékának átfedését diszkriminanciaanalízisekkel mutattuk ki (13. ábra). A táplálékkészleten való osztozkodás, a fajok versengése időnként interaktív szegregációt eredményez. A zooplanktonról a bentikus, illetve parti övi gerinctelenekre történő táplálékváltás minden halfaj növekedése során, illetve a litorális zónából a nyílt vízbe húzódásuk során megfigyelhető, táplálkozási stratégiájuk nagyrészt generalista, s csak kisebb részben specializált (14. ábra) (Specziár et al., 1997).

A perifiton-zooplankton-hal és a perifiton-zoobentosz-hal táplálékhálózatok menti trofikus kapcsolatok vizsgálatának újabb eredményei igazolták, hogy a parti öv és a nyílt vízi területek termelőképessége között kb. egy nagyságrendnyi különbség van. A perifiton biomasszája 4,1 és 36,4 g/m² szárazsúly/szubsztrátum között, a zooplankton biomasszája 0,49 és



14. ábra

Öt pontyfélé táplálkozási stratégiája a Balatonban. B = balin, D = dévérkeszeg, E = ezüstkárász, K = koncér, P = ponty (Specziár et al., 1997)



15. ábra

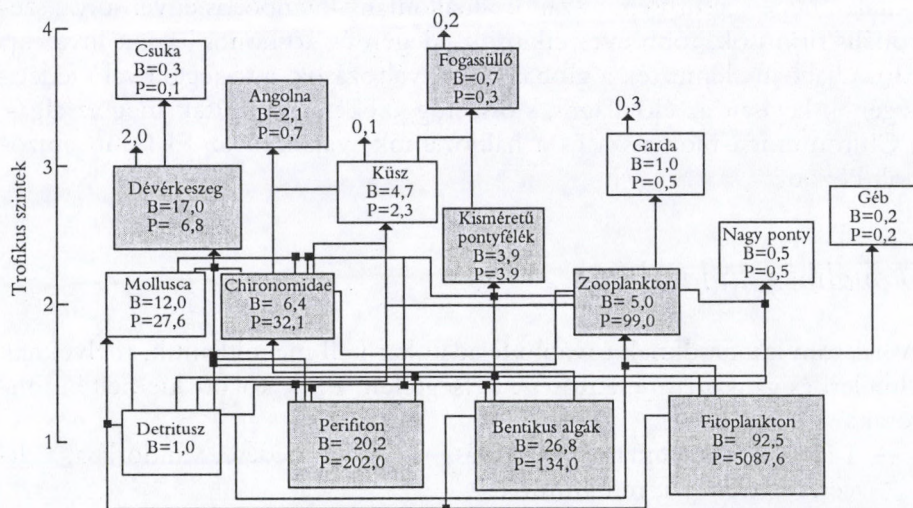
Táplálékhálózatok menti energiaáramlás ($\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{év}^{-1}$) a Balaton parti övében és nyílt vízi területein. P = produkció, C = táplálékfogyasztás, B_e = epilitikus gerinctelenek biomasszája, Y = hozam. A nyilak az energiaáramlás irányát jelzik (Bíró, 1997)

1,86 mg nedvessúly/l/hó között és a halbiomassza 71,6–90,4 kg/ha között változott a parti övben. A zoobentosz biomaszája 0,1–20 g nedvessúly/m² közötti volt. A biomasz- és produkcióadatokat kJ-ra átszámítva igazolható, hogy a parti övben a primer produkció energiája sokkal nagyobb hatásfokkal épül át a halakba, mint a nyílt vízben. A planktonikus és bentikus táplálékhálózatok érzékenyen válaszoltak a környezeti és közösségi változásokra (15. ábra). A parti övben jelentős energia áramlik a perifiton/zooplankton-bentosz/küsz-fogassüllő táplálékhálózaton keresztül. Közelítő becslésként a 4,8–12,4 kg/ha mennyiségűre tehető küsz- (*Alburnus alburnus*) állomány az ÉK-i medencében kb. 223–297 kJ/ha/7 hó, míg a DNY-i medencében 1236–1649 kJ/ha/7 hó energiát fogyaszt. Az ÉK-i medencében az energia kb. 11%-a származik a zooplanktonból és kb. 89%-a a bentoszból. A Balaton középső területein kb. 50–50%, a DNY-i medencében kb. 14 és 86% származik a zooplankton, illetve zoobentosz táplálékláncból. A csúcsragadozó fogassüllő (*Stizostedion lucioperca*) 3. életévétől kb. 2,22–6,7 kJ/m²/év, 90–98%-ban küszből álló táplálékot fogyaszt el, így a csökkenő küszállomány fontos energiaközvetítő a fenti táplálékhálózatokon belül. Bár az energia „szétszóródása” mind a parti övben, mind a nyílt vízben jelentős, a perifiton-bentosz kapcsolata meghatározóbbnak látszik a perifiton-zooplankton útvonalhoz képest. A dévérkeszegállomány kb. 93–141 kJ/m²/év mennyiséget fogyaszt, s a süllő táplálékának csupán 2–10%-át közvetíti (Bíró, 1997, 2000).

A balatoni fogassüllő táplálékhálózatát (energiaáramlás és -felhasználás) a kapott táplálékfogyasztási adatok, más halfajokon (pl. dévérkeszeg) végzett táplálékanalízisek eredményei s az irodalomban a gerinctelenekre közölt biomasz- és produkcióadatok alapján vázoltuk (Vinberg et al., 1971). A táplálékforgalom és a különböző táplálékformák energiataralmának ismeretében, az energiátranzformálás, illetve -hasznosulás mértékét a halhozamok és az elsődleges termelés összevetésével állapítottuk meg (Le Cren–Lowe–McConnel, 1980). A Balatonban az energiaátépülés határfoka az elsődleges termelőktől a halakig igen alacsony (0,05%), ami arra utal, hogy az energia szétszóródása nagymérvű, s a megtermelt szerves anyag energiataralmának hasznosulása az alacsonyabb energiaszinteken, pozitív feed-back mechanizmusokon keresztül érvényesül (16. ábra).

Anyagforgalom modellezése (ECOPATH II.), hosszú idejű változások

Az anyagforgalmat befolyásoló tényezők kutatása során kimutatták, hogy a termelők-fogyasztók aránya, ennek változásai (táplálék kihasználtsága, kifalás), szaporodóképesség, környezeti tényezők (időjárás), egyedsűrűségtől függő és független mechanizmusok (elterjedés-lakóhely), idegen fajok hatása, egyes „őshonos” fajok inváziója, szezonális ritmusokkal járnak. A tó állati szervezeteinek globális anyagforgalmát az ECOPATH II. többváltozós modellel írták le (Moreau-Bíró, MS), amely a tó négy energiaszintjén történő anyagáramlást mutatja (17. ábra). Kevésbé és hiányosan ismertek még az utóbbi években (1996–98) a tó elsődleges termelésében lezajlott változások halakra kifejtett hatásai, mely változásokból „oligotrofizálódás” jelei ismerhetők fel (1990–94: 3–19 mg l⁻¹ alga, majd ezután a hosszanti, trofikus gradiens kiegyenlítődése, az alga-biomassza jelentős csökkenése < 10 mg l⁻¹ értékre stb). Az elsődleges termelés változásai alapvetően érintették a táplálékhálózatokat, az alkotóelemek aránytalanul nagymértvű módosulásai következtében. Ez a láncreakció kihatott a békés és ragadozó



ECOPATH II., a multispecific trophic model describing trophic interactions in Lake Balaton (data Inputs are expressed in $t \cdot km^{-2} \cdot year^{-1}$ fresh weight)

17. ábra

Az ECOPATH II. a Balaton globális anyagforgalmát leíró, többváltozós modell ($t \cdot km^{-2}$).
B = biomassa, P = produkció. A nyilak az anyagáramlás irányait jelzik (Moreau-Bíró, MS)

halak népsűrűségére, amelynek további módosulásait a környezeti hatások, a gazdasági halászat és a sporthorgászat okozzák. A modell a tóra átlagosan 290 kg/ha^{-1} halbiomasszát becsül, a parti zónára $70\text{--}90 \text{ kg/ha}^{-1}$ -t, mely döntő mértékben intenzív anyagcseréjű és magas P/B-arányú halivadéktömegekből áll. Általános trend, hogy a halászat bruttó hatékonysága az elsődleges termelés nagyfokú növekedésével párhuzamosan csökken (méréselt övi, sekély és trópusi tavakban egyaránt).

A különböző fajok és szervezetcsoportok pozitív vagy negatív egymásra hatása a modellel elemezhetővé vált. A csúcsragadozó biomaszájának növekedése elenyésző változást okoz a többi csoportra nézve. Ugyanez vonatkozik a nagy testű pontyokra és a folyami gébre, ami abból következik, hogy biomaszájuk limitált, s táplálékuk nagymértékben különbözik. A kűsz, dévér és más keszegfajok, továbbá a pontyfélék ivadékának biomasza-növekedése viszont kedvez közvetlen fogyasztók produkciója növekedésének. A tó egész rendszere igen érzékenynek látszik az árvaszűnyogok, továbbá bizonyos mértékben a puhatestűek és a zooplankton biomaszájának növekedésére. A perifiton „viselkedése” itt eltér az utóbbi években tett megfigyelésektől. A komponensek egymásra hatását környezeti (klimatikus) és egyedsűrűségtől függő mechanizmusok szabályozzák (kifalás, népsűrűség, a szaporodóállomány-utánpótlás egyensúlya, szezonális ritmusok, több éves ciklusok, idegen és „öshonos” fajok inváziója stb). Újabban elemezték a globális klímaváltozások, a tó jéggel való fedettségének hatásait az élővilágra, s összefüggéseket állapítottak meg az alga-, a Chironomida-biomassa és a halhozamok, valamint az El Niño-epizódok között.

További feladatok

A balatoni kutatásoknak további feladatokat kell megoldaniuk, melyeknek elméleti és gyakorlati jelentősége kétségtelen. Ezek között kiemelten fontosak:

- a faunakép folyamatos átalakulása, a fajok terjedése, vándorlása, a diverzitás trendjei, refúgiumok;
- az állománystruktúrák és a dinamikák tér-idő mintázatait szabályozó mechanizmusok értelmezése;
- a biológiai termelés és terhelhetőség: halászat/horgászat, rekreáció, ökoturizmus;

- a táplálékhálózatok-oligotrofizáció kölcsönhatásai: a globális anyagforgalom és a táplálékért való versengés, niche-szegregáció;
- egyedsűrűségtől függő és független hatások: az állományok stabilitása, plaszticitása;
- a kutatási eredmények bevezetése az egyetemi oktatásba, ismeretterjesztés, tudatformálás.

Köszönetnyilvánítás

Köszönetemet fejezem ki Balogh János, Berczik Árpád, Mahunka Sándor, Salánki János és Tigyi József akademikusoknak azért, hogy jelöltek, s mindazoknak, akik engem szavazataikkal a levelező tagok sorába emeltek. Ennél nagyobb szakmai elismerés nem érhet.

Köszönetet mondok volt és jelenlegi munkatársaimnak, akik közvetlenül vagy közvetve segítették munkámat. Hálával tartozom Woynarovich Elek professzornak, tanítómesteremnek, sok-sok hazai és külföldi kollégának, továbbá családom tagjainak.

Irodalom

- Allen, K. R. (1951): The Horokiwi Stream. A study of a trout population. *Fish. Bull. N. Z.*, 10, 1–238.
- Backiel, T. (1971): Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River. *J. Fish. Biol.*, 3, 369–405.
- Bagenal, T. B. (1973): Fish fecundity and its relations with stock and recruitment. *Rapp. Procès-verb. Cons. Intern. Explor. Mer*, 164, 186–198.
- Bajkov, A. D. (1935): How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions. *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 65, 288–289.
- Baranov, F. I. (1918): K voproszü biologiceszkovo osznovanyija rübnovo hozjajsztva. *Naucsno iszledovatjelszkij ihtiologiceszkij Insztitut Izv.*, 1, (1), 81–128.
- Bertalanffy, L. (1957): Quantitative laws in metabolism and growth. *Q. Rev. Biol.*, 32, 217–231.
- Beverton, R. J. H., Holt, S. J. (1957): On the dynamics of exploited fish populations. *Fishery Invest*, London (2), 19, 533.
- Bíró, P. (1970): Investigation of growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany*, 37, 145–164.

- Bíró, P. (1973): The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annal. Biol. Tihany*, 40, 159–183.
- Bíró, P. (1976): Yield-per-recruit estimates for bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton, Hungary. Proceedings of the Second European Congress of Ichthyology, Paris, 7–14 Sept. 1976. *Revue Trav. Inst. Peches marit.*, 40, 505–506.
- Bíró, P. (1977a): Effects of exploitation, introductions, and eutrophication on percids in Lake Balaton. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 34, (10), 1678–1683.
- Bíró, P. (1977b): Food consumption, production and energy transformation of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton. *Ichthyologia*, 9 (1), 47–60.
- Bíró P. (1977c): A Balaton ichthyológiai kutatásának eredményei és perspektívái. *Annal. Biol. Tihany*, 44, 161–180.
- Bíró, P. (1978a): Exploitation of fishery resources of Lake Balaton. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 1978, 20, 2146–2149.
- Bíró, P. (1978b): Yield-per-recruit estimates for bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton, Hungary. *Aquacultura Hungarica*, 1978, 1, 80–95.
- Bíró P. (1981): A Balaton halállományának strukturális változásai. *A Balaton Kutatás Újabb Eredményei* II. VEAB monográfia, Veszprém, 16, 239–275.
- Bíró, P. (1983): On the dynamics of fish populations in Lake Balaton. *Roczniki Nauk, Rolniczych seria H.* 100 z: 55–64.
- Bíró, P. (1984): Lake Balaton: A shallow Pannonian water in the Carpathian Basin. Ecosystems of the World 29, Lakes and Reservoirs. pp. 231–245. In F. B. Taub (Ed.), Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam.
- Bíró, P. (1985): Dynamics of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in Lake Balaton. *Internat. Revue der ges. Hydrobiol.* (Berlin), 70, 471–490.
- Bíró, P. (1990a): Population parameters and yield-per-recruit estimates for pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton, Hungary. pp. 248–261. In W. L. T. Van Densen, B. Steinmetz & R. H. Hughes (Eds): *Management of Freshwater Fisheries. Proceedings of a symposium organized by the European Inland Fisheries Advisory Commission.* Göteborg, Sweden, 31 May–3 June 1988. Pudoc, Wageningen, 1990
- Bíró, P. (1990b): Population structure, growth, P/B-ratio and egg-production of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in Lake Balaton. *Aquacultura Hungarica* (Szarvas), 6, 105–118.
- Bíró P. (1991a): A fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) populációdinamikája és biológiai szerepe a Balatonban. Doktori értekezés, Tihany, 1990, pp. 216.
- Bíró P. (1991b): Állomány-utánpótlás-összefüggések a fogassüllőre (*Stizostedion lucioperca* L.) és a dévérkeszegre (*Abramis brama* L.) a Balatonban. *Halászat* (Tudomány), 1991, 84 (1), 43–48.
- Bíró, P. (1995a): Management of eutrophication of lakes to enhance fish production. Chapter 5, pp. 81–96. In De Bernardi, R. & Giussani, G. (Eds.): *Guidelines of Lake Management*. Vol. 7. *Biomanipulation in Lakes and Reservoirs Management*. ILEC/UNEP Kusatsu, Shiga, Hanroku Type Ltd., Otsu, 1995, Japan.
- Bíró, P. (1995b): Management of pond ecosystems and trophic webs. *Aquaculture*, 1995, 129, 373–386.

- Bíró, P. (1997): Temporal variations in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish*, 6, 196–216.
- Bíró, P. (1998): Biodiversity of freshwater food-webs: what can they teach us? p. 65–83. In Chou, C. H. & K. T. Shao (Eds.): *Frontiers in Biology: Challenges to Biodiversity, Biotechnology and Sustainable Agriculture. (IUBS 26th General Assembly and Symposium. 17–22 November 1997)*. Academia Sinica, Taipei.
- Bíró, P. (2000): Changes in Lake Balaton and its fish populations. pp. 599–613. In Andrew Rossiter–Hiroya Kawanabe (eds.): *Biology of Ancient Lakes: Humans, Culture and Biodiversity. Advances in Ecological Research*, Vol. 31. Academic Press, London.
- Bíró, P., Garádi, P. (1974): Investigations on the growth and population structure of bream (*Abramis brama* L.) at different areas of Lake Balaton, the assessment of mortality and production. *Annal. Biol. Tihany*, 41, 153–179.
- Bíró, P., Paulovits, G. (1994): Evolution of fish fauna in Little Balaton Water Reservoir. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25, 2164–2168.
- Bíró, P., Specziár, A., Keresztessy, K. (2002): Fish species assemblages in inflowing waters of Lake Balaton (Hungary). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 28, 273–278.
- Bíró, P., Vörös, L. (1982): Relationships between phytoplankton and fish yields in Lake Balaton. *Hydrobiologia*, 97, 3–7.
- Bíró, P., Vörös, L. (1988): Relationship between the yield of bream (*Abramis brama* L.), chlorophyll-a concentration and shore-length/water area ratio in Lake Balaton. *Aquaculture and Fisheries Management*, 19, 53–61.
- Bíró, P., Vörös, L. (1990): Trophic relationships between primary producers and fish yields in Lake Balaton. *Hydrobiologia*, 191, 213–221. Trophic Relationships in Inland Waters. Eds. Bíró, P.–Talling, J. F. Developments in Hydrobiology 53. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht (Boston), London.
- Borutsky, E. V. (1939): Dynamics of the total benthic biomass in the profundal of Lake Beloie. *Trudi limnol. Sta. Kosino*, 22, 196–218.
- Cassie, R. M. (1957): Some uses of probability paper for graphical analysis of size frequency distribution. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 5, 513–522.
- Chapman, D. W. (1968): Production. pp. 182–196. In Ricker W. E. (Ed.): *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*, IBP Handbook No. 3. Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- Cushing, D. H. (1968): *Fisheries Biology: A Study in Population Dynamics*. University Wisconsin Press, pp. 200.
- Cushing, D. H., Harris, J. G. K. (1973): Stock and recruitment and the problems of density-dependence. *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Explor. Perm. Int. Mer.*, 164, 142–155.
- Davis, G. E., Warren, C. E. (1968): Estimation of food consumption rates. pp. 204–225. In Ricker, W. E. (Ed.): *Methods for Assessment of Fish Production in Fresh Waters*. IBP Handbook No. 3, Blackwell Sci. Publ. Oxford.
- De Lury, D. B. (1947): On the estimation of biological populations. *Biometrics*, 3, 145–167.

- Edwards, E. F., Megrey, B. A. (Eds) (1989): Mathematical analysis of fish stock dynamics. *Am. Fish. Soc. Symp.* 6, 214 p.
- Elton, C. S. (1927): *Animal Ecology*. Sidgwick and Jackson, London, p. XXI+207.
- Entz B. (1954): A Balaton termelésbiológiai problémái. *MTA Biol. és Orvosi Tud. Oszt. Közl.* 5, 433–461.
- Entz B., Lukacsovics F. (1957): Vizsgálatok a téli félévben néhány balatoni hal táplálkozási, növekedési és szaporodási viszonyainak megismerésére. *Annal. Biol. Tihany*, 24, 71–86.
- Fortunatova, K. R. (1950): Biologija pitanyija *Scorpaena porcus* L. *Tr. Szevasztopol. biol. Szta.*, 7, 193–235.
- Frost, W. E., Kipling, C. (1967): A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *J. Anim. Ecol.*, 36, 651–693.
- Gerking, S. D. (Ed.) (1967): *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*. Blackwell Sci. Publ. Oxford, p. 495.
- Gulland, J. A. (Ed.) (1977): *Fish population dynamics*. John Wiley and Sons, London–New York–Sydney–Toronto, 372 p.
- Hoar, W. S., Randall, D. J. (Eds.) (1969–71): *Fish Physiology I–V*. Academic Press, New York and London
- Ivlev, V. S. (1945): The biological productivity of waters. (Transl. W. E. Ricker.) *Usp. sovrem. Biol.*, 19, 98–120.
- Ivlev, V. S. (1961): *Experimental Ecology of the Feeding of Fishes*. (Transl. D. Scott.) Yale University Press, New Haven, p. 302.
- Juday, C. (1940): The annual energy budget of an inland lake. *Ecology*, 21, (4), 438–450.
- Keresztessy, K. (1996). Threatened freshwater fish in Hungary. pp. 73–77. In Kirchhofer, A., D. Hefti (eds.): *Conservation of Endangered Fish in Europe*. Birkhauser Verlag Basel/Switzerland
- Le Cren, E. D. (1962): The efficiency of reproduction and recruitment in freshwater fish. pp. 283–296. In Le Cren, E. D., Holdgate M. W. (Eds): *The Exploitation of Natural Animal Populations*. Blackwell Sci. Publ. Oxford
- Le Cren, E. D., Lowe-McConnel, R. H. (Eds.) (1980): *The functioning of freshwater ecosystems*. IBP Handbook No. 22, Cambridge Univ. Press, Cambridge, 588 p.
- Leslie, P. H., Davis, D. H. S. (1939): An attempt to determine the absolute numbers of rats on a given area. *J. Anim. Ecol.*, 8, 94–13.
- Lindeman, R. L. (1942): The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology*, 23, 339–418.
- Macfadyen, A. (1963): *Animal Ecology: Aims and Methods*. Pitman, London.
- Mann, R. H. K. (1965): Energy transformation by a population of fish in the River Thames. *J. Anim. Ecol.*, 34, 253–275.
- Moreau, J., Bíró, P. (MS): *A model for trophic relationships in the eutrophic Lake Balaton (Hungary)*.

- Przybylski, M., Bíró, P., Zalewski, M., Tátrai, I., Frankiewicz, P. (1991): The structure of fish communities in streams of the northern part of the catchment area of Lake Balaton (Hungary). *Acta Hydrobiol.* (Kraków), 33 (1/2), 135–148.
- Rabinowitch, V., Hasler, A. D. (1965): The International Biological Program. Reprinted for private circulation from *Bull. of the Atomic Scientists*, 21 (oldalszám nélkül)
- Rawson, D. S. (1955): Morphometry as a dominant factor in the productivity of large lakes. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 12, 164–175.
- Ribiánszky M., Woynárovich E. (1962): *Hal, halászat, halgazdaság*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, p. 310.
- Ricker, W. E. (1954): Stock and recruitment. *J. Fish. Res. Board Can.*, 11, 559–623.
- Ricker, W. E. (1946): Production and utilisation of fish populations. *Ecol. Monogr.*, 16, 373–391.
- Ricker, W. E. (1958): Handbook of computation for biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd.*, Canada, 119, p. 300.
- Ricker, W. E. (1975): Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.*, 191, 382 p.
- Robson, D. S., Regier, H. A. (1968): Estimation of population number and mortality rates. In W. E. Ricker (Ed.): *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. 2nd edition, pp. 131–165. IBP Handbook No.3, Blackwell Sci. Publ. Oxford, 348 p.
- Rounsefell, G. A., Everhart, W. H. (1960): *Fishery Science. Its Methods and Applications*. John Wiley et Sons Inc., New York, London, p. 444.
- Russel, E. S. (1931): Some theoretical consideration on the „overfishing” problem. *J. Cons. Intern. Explor. Mer*, 6 (1), 3–20.
- Ryder, R. A., Kerr, S. R., Loftus, K. H., Regier, H. A. (1974): The morphoedaphic index, a fish yield estimator – review and evaluation. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 31, 663–688.
- Simonian A., Tátrai, I., Bíró, P., Paulovits, G., G.-Tóth, L., Lakatos, Gy. (1995): Biomass of planktonic crustaceans and the food of young cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Hydrobiologia*, 303, 39–48.
- Specziár, A., Tölg, L., Bíró, P. (1997): Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. *Journal of Fish Biology*, 51, 1109–1124.
- Tanaka, S. (1962): A method of analysing a polymodal frequency distribution and its application to the length distribution of porgy, *Taius tumifrons* (T. and S.). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 19, 1143–1159.
- Tesch, F. W. (1968): Age and growth. pp. 93–120. Addendum: Dickie, L. M.: Mathematical models of growth. pp. 120–123. In Ricker, W. E. (Ed.): *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. IBP Handbook No. 3, Blackwell Sci. Publ. Oxford, p. 313.
- Vinberg, G. G. (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. *Fish. Res. Bd. Can. Trans. Ser.*, 194., p. 239.
- Vinberg, G. G. (1961): Novüe dannüe ob intenzivnosztyi obméná rüb. *Vopr. ihtiol.* 1, 157–165.

- Vinberg, G. G. and collaborators (1971): *Symbols, units and conversion factors in studies of fresh water productivity*. IBP/PF, Cable Printing Services Ltd., London, p. 24 + 7, 5 tabl.
- Weatherley, A. H. (1972): *Growth and ecology of fish populations*. Academic Press, London and New York, p. 293.
- Windell, J. T. (1967): Rates of digestion in fishes. pp. 151–173. In Gerking, S. D. (Ed.): *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*. Blackwell Sci. Publ., Oxford

Bodis-Wollner Iván

AZ MTA KÜLSŐ TAGJA

VISION AND SACCADIC EYE MOVEMENTS

Szakkadikus szemmozgás és a látás

Elhangzott 2002. március 19-én

Introduction

The retinotopical map of V1 in humans

Functional Magnetic Resonance (fMRI) studies have established (Schneider et al., 1993; Engel et al., 1997; Tootell et al., 1998) an orderly retinotopical representation in the striate cortex (V1). An fMRI signal can be localized to within 1.1 mm cortex. The demonstrated fine spatial resolution of fMRI retinotopy based on the topography of responses to visual stimuli. Even though the results are more or less consistent with inferences concerning the „retinotopical map” in humans with lesions and studies in monkeys, a question may be, whether the map is in fact dependent on the use of visual stimuli? In fact, going back to Sherrington, Fulton and Bender and his colleagues, and in modern times to the work of Schiller, there is evidence for the participation of the visual cortex and V1 in saccade generation. We wondered what happens in the human V1 when voluntary saccades are executed? Saccades are quick darting eye movements. In contrast to slow pursuit eye movements, their purpose is to bring objects unto the foveal region, the area of the retina and cortex, with the highest density of receptors and subsequent neurons.

Cortical Functional Anatomy of Saccades (S) and Blinks (B)

Voluntary and reflex saccades are associated with activity in distributed cortical areas in addition to the known subcortical organization. The anterior areas of primary importance are the frontal (FEF) and supplementary eye field (SEF) (review by Carter and Zee, 1997). The monkey (Colby and Goldberg, 1999) lateral intraparietal area (LIP) transfers visual information from the entire visual field and performs dynamic re-mapping – presumably recalculating saccadic and occipital retinotopic information (Colby et al., 1966). This model assumes that V1 provides static retinotopical coordinates and does not take into consideration the neurophysiological evidence concerning dynamic properties of V1. Many reviews of saccades – based on imaging studies and Transcranial Magnetic Stimulation (TMS) – (Paus, 1996; Carter and Zee, 1997; Everling and Fischer, 1998; Sharpe, 1998; Gaymard et al., 1998; Schall and Thompson, 1999) indicate that the occipital cortex only provides signals of the location of punctuate visual stimuli, i.e. a fixed retinotopical map. However, some PET and more recent fMRI studies (Bodis-Wollner et al., 1997; 1999; Law et al., 1998; Wenzel et al., 2000; Lui et al., 2001; Raemaekers et al., 2001; Sugiura et al., 2001) reveal perisaccadic activity in the occipital cortex and deep intraparietal sulcus (pre-cuneus) even in the dark. It is not known whether perisaccadic occipital activity represents movement preparation by calculating saccadic vectors, preparation for new fixation, or shift of attention to the oncoming locus of interest. Preparatory V1 activity is consistent with corollary discharge (Sperry, 1950; von Hoist and Mittelstaedt, 1950) or presaccadic rescaling of visual spatial summation (Ross et al., 1997).

Saccades (S) and Blinks (B) often occur conjointly during non-laboratory conditions, S associated with B is of small amplitude and vice versa. (von Cranach et al., 1969; Watanabe et al., 1980; Zee et al., 1983; Collewyn et al., 1985; Evinger et al., 1994). The activated cortical areas are similar, with quantitative differences. The precuneus appears particularly important for B (Bodis-Wollner et al., 1999; Tobler et al., 2001) in agreement with monkey results (Snyder et al., 1977). Using the self-paced PWM sequences and fMRI analysis, the responses to S and B will be analytically and quantitatively discriminated even if they occur during the same session. These control experiments will give a more thorough understanding of the anatomy of „natural” blinks then currently available.

Saccades and Vision

Vision is „surpressed” during, and for a short time prior to and following saccades (Latour, 1962; Volkman, 1962) and blinks (Volkman, 1980; Ridder and Tomlinson, 1993; Wibbenmeyer et al., 1983). The evidence is consistent with the perceptual observation that when saccades bring the fovea to a new target the objects in the path do not appear to move. Following Helmholtz (1866) the notion of „corollary discharge” postulates that cortical signals prior to the saccades prepare occipital structures to cancel the shift of the visual frame and maintain stable perception. Suppression may not be a sufficient concept however. Ross et al. (1997) suggested that in saccadic traverse space collapses. A „collapse” may mean that individual receptive fields (RF's) become smaller. Alternatively, the overlap between neighboring fields may become more extensive. This higher overlap may be mediated by excitatory lateral interconnections between neurons which „normally” do not connect. They propose a stimulus specific change of *spatial metric* during *saccades*. Consistent with this concept is the observation that the spatial location of targets presented in the scanpath becomes uncertain (Morrone et al., 1997; Honda, 1999). Morrone et al. (1997) suggested that a shift of the spatial position of a visual stimulus presented during a saccade is determined by the change in *the origin of the interval coordinate system* and the compression of the spatial metric. Both are initiated roughly 50 msec prior to the saccade. Their model assumes a shift in the external reference point for the fovea and non-linear compression of the visual space (Ross et al., 1997; Lappe et al., 2000). The anatomical locus of perisaccadic spatial metric changes is unknown. Our ongoing wEEG studies suggest that significant V1 activity is *preparatory i.e. referenced to the oncoming locus of fixation*.

Results

FMRI studies of voluntary saccades in light and dark

Summary: The striate cortex and precuneus, (the deep medial inferior parietal lobule) are active when saccades and blinks are executed even in the dark. (Bodis-Wollner, I., Bucher, S. F., Seelos, K. C., Paulus, W., Reiser, M., Oertel, W. H.: Functional MRI mapping of occipital and frontal cor-

tical activity during voluntary and imagined saccades. *Neurology*, 1997, 49, 416–420.; Bodis-Wollner, I., Bucher, S. F., Seelos, K. C.: Cortical activation patterns during voluntary blinks and voluntary saccades. *Neurology*, 1999, 53, 1800–1805.)

We used a block design. Five oblique transversal sections covering the primary visual cortex, the precentral and posterior medial frontal gyrus, and the medial part of the superior frontal gyrus were obtained. Functional images were created on a pixel-by-pixel basis by correlating the time courses of the signal intensities with the stimulus protocol (Bandettini et al., 1992).

Voluntary blinks are associated with significant activation of the frontal (FEF) and supplementary eye fields (SEF), the inferior parietal eye field (IPEF) and the primary visual cortex as for saccades. However there were significant quantitative differences of the maps obtained for S and B. While saccades evoked more activity in the precentral and posterior medial frontal gyrus, the opposite was true in the medial part of the superior frontal gyrus and IPEF. These differences may be related to different demands during S and B on maintaining visual stability. Besides striate cortical activity an area in the precuneus in the posterior bank of the intraparietal sulcus (Naidich and Brightbill, 1995; Valente et al., 1998) was also active, more so for blinks.

Figure 1 Legend

T₂*-weighted oblique transversal MR images of four sections of a representative subject with superimposed activation maps (TR/TE=63–30 ms, $\alpha=10^\circ$) associated with voluntary vertical eye movements (a, c, e, g), and voluntary blinks (b, d, f, h). The scout displaying the investigated sections is given in the left column. The color-coded correlation coefficient scale ranges from 0.5 (red) to a maximum of 1.0 (yellow). During voluntary vertical saccades the activated areas included the posterior median frontal gyrus (a), the medial part of the superior frontal gyrus (a), the posterior cortex (c, e), and the visual cortex (e, g). The parietal cortex was identified on successive horizontal sections by locating the intraparietal-intraoccipital sulcus and the transverse occipital sulci. As described by Valente et al. (1998) they form a „striking parenthesis” around the parieto-occipital sulcus. This can be identified on sections c and d on our figures. Anterior to

the parieto-occipital demarcation is the inferior part of the parietal lobe. In the right hand column are successive tracings of the axial slices. On each tracing the relevant features have been redrawn from the original.

The numerical labels refer to: 1. Posterior medial part of frontal gyrus 2. Middle superior frontal gyrus 3. Parietal activation in the inferior parietal lobule-intraparietal sulcus. 4. Intraparietal-intraoccipital sulcus 5. Transverse occipital sulcus 6. Striate cortex. Our identification of the posterior parietal, more precisely intraparietal sulcal area showing significant saccade and blink associated activity is somewhat tentative, since in general anatomical relationships are more constant in frontal than in parietal areas Naidich and Brightbill (1995). The inferred location of blink associated activities reported here by us is broad agreement with the study of Müri and colleagues (1996), albeit their illustrations show fewer slices and do not reach as caudal as our slices. During voluntary blinks, there was a comparable activation pattern. However, the extent of activated areas in the posterior median frontal gyrus (b) and primary visual cortex (f, h) was significantly smaller during voluntary blinking than during voluntary saccades. In contrast, the extent of activation was significantly large in the medial part of the superior frontal gyrus (b) and the posterior parietal cortex (d, f) associated with voluntary blinks.

Figure 1 shows multiple overlapped saccades of the subject 'RM'. It shows the repeatability of saccades of a trained subject. The scale is 50 milliseconds per division. There are five divisions prior to each trigger.

Figure 1b shows on the upper channel an ISCAN trigger and on the lower channel ISCAN recorded saccades. The 39 degree saccade is completed in 102 milliseconds. The trigger occurs 23 milliseconds after the start of saccade. The downward drift on upper channel shows the occurrence of the trigger. The time base is 250 milliseconds per address point.

Figure 1c in the upper channel shows the ISCAN trigger (downward deflection) and on the photocell output showing the timing of the occurrence of the center of the visual pattern. Each division represents 10 milliseconds. The figure shows that the trigger precedes the visual stimulus. The pattern here is a 1 cpd, 10 deg Gabor patch lasting for 6 frames. The occurrence of each frame is indicated by one up-going deflection on the lower trace.

Gamma range modulation of human occipital EEG: evidence for saccade related short term plasticity?

Functional MRI studies suggest the striate cortex as a site for dynamic interaction of visual processing and saccades; however, little is known of their timing interrelationships. We studied gamma activity which is believed to reflect local circuit binding of task related neurons. Our hypothesis is that perisaccadic gamma EEG has a necessary relation to saccade direction and timing. Ten normals (mean age 38 yrs.) were studied. Self paced saccades and eye position were recorded by the EOG and infrared scan. 14 channels of EEG were recorded over posterior occipital and parietal channels. The continuous EEG and eye movement recordings were visually inspected on the monitor and cursors placed bracketing acceptable saccades that subtended 60 degrees and had a velocity exceeding 200 degrees/s. The relevant EEG segments were analyzed with Continuous Wavelet Transform – wEEG – using Matlab tools (Daubechies, 1988; Mallat, 1989). The analysed periods were 150 ms presaccadic, two 75 ms intrasaccadic and 150 ms post-saccadic. The wavelet coefficient of the 37 Hz band for each period was first transformed using the Hilbert transform and entered into further analysis using standard statistics. The statistical analysis compared gamma range coefficient variation as a function of time (pre-saccade, intrasaccade and new fixation) and hemisphere. Side to side wEEG correlation (left vs. right) of the gamma band was low preceding the saccade, high during the saccade (preceding the new fixation) and then high once new fixation was achieved. All subjects showed eye position dependent modulation of the perisaccadic gamma occurring 30–40 ms following the initiation of the saccade and prior to new fixation. Synchrony ceased roughly 60 ms after the eye came to rest.

Occipital changes preceding an eye movement may be consistent with the notion of corollary discharge, while occipital activity following the eye movement could signify short term plasticity changes of the visual cortex to a new, shifted visual field. Our results suggest direction dependent preparatory neuronal binding prior to new fixation.

Discussion

What could be the purpose of VI in generating saccades?

Various attention paradigms have been used in human imaging studies but the results in V1, are conflicting. Negative results were reported by O'Craven, 1997; Corbetta, 1998; Corbetta et al., 1998; Le et al., 1998; Berman and Colby, 2001. Retinotopical V1 activation was reported by Büchel et al., 1998; Perry and Zeki, 1999; Gandhi et al., 1999; Somers et al., 1999; Sasaki et al., 1999; Brefczynski and de Yoe, 1999; Martinez et al., 2001. Yue and Gie (2001) compared focused attention vs. gazing and reported only V1/V2 border activity. A number of reasons may explain such discrepant results: (1) Paradigm differences; for instance, fixation vs. no fixation, extreme laterality of stimuli, and stimulus feature or spatial attention, etc. (2) Lack of rigorous eye movement control. Perhaps most relevant to this proposal is the issue of (3) fMRI signal processing. In most studies fMRI responses in the activated and non-activated state are simply *subtracted*. If V1 activity occurred for instance for foveal fixation and for paracentral attention in the presence of visual stimuli, subtraction may yield little. Whether *spatial metric* changes during *attention* similarly to the change observed when saccades are executed, has not been evaluated in human V1. Neither the co-existence nor the separability of saccade and attention related change in spatial metric has been shown in the human V1.

The temporal coupling of visuo-spatial attention and saccades is controversial (Stevens et al., 1976; Shepherd et al., 1986; Sheliga et al., 1994; Kowler et al., 1995; Fischer et al., 2000). Based on psychophysical models (Reeves and Sperling, 1986) and further studies, Kowler proposed that „saccades were programmed while attention was distributed across wide regions of the visual field in an attempt to locate the designated target accurately.” Kowler et al. (1995) suggested that spatially selective attention determines the effective input to saccades and that saccades and attention share the same neuronal organization. However, the temporal relationship of attention shift and saccade has not been anchored to any precise cortical circuit, least of all in V1. Our experiments indirectly address this relationship and their the current results may help to design a further pointed study. Of the points summarized by Kowler et al. (1995) the directly relevant ones are: (1) The endpoint of the saccade is determined by the locus of attention during a „critical” initial period. This point is addressed by one fMRI and one sTMS control experiment (2) saccade errors result when a saccade is initiated after the shift of attention is computed. That saccades are accurate whenever the saccade is initiated after the shift of attention is computed may

receive support from one sTMS and one EEG study. Shared representation of attention and saccade vectors V1 could serve to shift attention and/or eye movements to a specific retinotopical location in a resealed visual field.

References

- Bandettini, P. A., Wong, E. C., Hinks, R. S., Tikofsky, R. S., Hyde, J. S.: Time course of the EPI of human brain function during task activation. *Magn Reson Med*, 1992, 25, 390–397.
- Berman, R. A., Colby, C. L.: Can attention to nonvisual stimuli modulate visual perception? Effects of auditory attention on visual motion processing. *NeuroImage*, 2001, 13, 299.
- Bodis-Wollner, I., Bucher, S. F., Seelos, K. C., Paulus, W., Reiser, M., Oertel, W. H.: Functional MRI mapping of occipital and frontal cortical activity during voluntary and imagined saccades. *Neurology*, 1997, 49, 416–420.
- Bodis-Wollner, I., Bucher, S. F., Seelos, K. C.: Cortical activation patterns during voluntary blinks and voluntary saccades. *Neurology*, 1999, 53, 1800–1805.
- Bodis-Wollner, I., Jiang, D., Tzelepi, A., Bezerianos, T.: Wavelet transform of the EEG reveals differences in low and high gamma responses to elementary visual stimuli. *Clin Electro*, 2001, 32, 139–144.
- Brefczynski, J. A., De Yoe, E. A.: A physiological correlate of the ‘spotlight’ of visual attention. *Neuroscience*, 1999, 2, 370–374.
- Büchel, C., Josephs, O., Rees, G., Turner, R., Frith, C. D., and Friston, K. J.: The functional anatomy of attention to visual motion. A functional MRI study. *Brain*, 1998, 121, 1281–1294.
- Carter, N., Zee, D. S.: The anatomical localization of saccades using functional imaging studies and transcranial magnetic stimulation. *Current Opinion in Neurology*, 1997, 10, 10–17.
- Colby, C. L., Goldberg, M. E.: Space and Attention in Parietal Cortex. *Annu. Rev. Neurosci.*, 1999, 22, 319–49.
- Colby, C. L., Duhamel, J.-R., Goldberg, M. E.: Visual, persaccadic and cognitive activation of single neurons in monkey lateral intraparietal area. *J. Neurophysiol.*, 1996, 76, 2841–52.
- Collewyn, H., van Deer Steen J., Steinman, R. M.: Human Eye Movements Associated with Blinks and Prolonged Eyelid Closure. *J. Neurophysiology*, 1985, 54, 11–27.
- Corbetta, M.: Frontoparietal cortical networks for directing attention and the eye to visual locations: Identical, independent, or overlapping neural systems? *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1998, 95, 831–838.
- Corbetta, M., Akbudak, E., Conturo, T. E., Snyder, A. Z., Ollinger, J. M., Drury, H. A., Linenweber, M. R., Petersen, S. E., Raichle, M. E., van Essen, D. C. and Shulman, G. L.: A common network of functional areas for attention and eye movements. *Neuron*, 1998, 2, 761–773.

- Daubechies, I.: Orthonormal bases of compactly supported wavelets. *Commun Pure Appl Math*, 1988, 41, 909–996.
- Engel, S. A., Glover, G. H., Wandell, B. A.: Retinotopic Organization in Human Visual Cortex and the Spatial Precision of Functional MRI. *Cerebral Cortex*, 1997, 7, 181–192.
- Evinger, C., Manning, K. A., Pellegrini, J. J. et al.: Not looking while leaping: the linkage of blinking and saccadic gaze shifts. *Exp Brain Res*, 1994, 100, 337–344.
- Everling, S., Fischer, B.: The antisaccade: a review of basic research and clinical studies. *Neuropsychologia*, 1998, 36, 885–899.
- Fischer, B., Gezeck, S., Hartnegg, K.: On the production and correction of involuntary prosaccades in a gap antisaccade task. *Vision Research*, 2000, 40, 2211–2217.
- Gaymard, B., Ploner, C. J., Rivaud, S., Vermersch, A. I., Pierrot-Deseilligny, C.: Cortical control of saccades. *Exp Brain Res*, 1998, 123, 159–163.
- Ghandi, S. P., Heeger, D. J., Boynton, G. M.: Spatial attention affects brain activity in human primary visual cortex Biological Sciences. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1999, 96, 3314–3319.
- Helmholtz, H. v.: Handbuch der Physiologischen Optik. In *A treatise on physiological optics*. Editor: Southall, J. P. C. 1866, Dover, New York 1963.
- Honda, H.: Modification of saccade-contingent visual mislocalization by the presence of visual frame of reference. *Vision Res.*, 1999, 39, 51–57.
- Kowler, E., Anderson, E., Doshier, B., Blaser, E.: The role of attention in the programming of saccades. *Vision Res*, 1995, 13, 1897–1916.
- Lappe, M., Awater, H., Krekelberg, B.: Postsaccadic visual references generate presaccadic compression of space. *Nature*, 2000, 403, 897–895.
- Latour, P. L.: Vision during voluntary saccadic eye movements. *Vision Research*, 1962, 2, 261–262.
- Law, I., Svarer, C., Rostrup, E., Paulson, O. B.: Parieto-occipital cortex activation during self-generated eye movements in the dark. *Brain*, 1998, 121, 2189–2200.
- Le, T. H., Pardo, J. V. and Hu, X.: 4 T-fMRI Study of nonspatial shifting of selective attention: cerebellar and parietal contributions. *J. Neurophysiol.*, 1998, 79, 1535–1548.
- Lui, F., Baraldi, P., Benuzzi, F., Fonda, S., Maieron, M., Serafini, M., Nichelli, P., Corazza, R., Porro, C. A.: Pattern of Brain activity during mental imagery of eye movements. *NeuroImage*, 2001, 13, 1219.
- Mallat, S.: A theory for multi-resolution signal decomposition: the wavelet representation. *IEEE Trans. Pattern Anal Machine Intell*, 1989, 11, 674–693.
- Martinez, A., Anllo-Vento, L., Sereno, M. I., Frank, L. R., Buxton, R. B., Dubowitz, D. J., Wong, E. C., Hinrichs, H., Heinze, H. J., Hillyard, S. A.: Involvement of striate and extrastriate visual cortical areas in spatial attention. *Science*, 1999, 2, 364.
- Martinez, A., DiRusso, F., Vento-Anllo, L., Sereno, M. I., Buxton, R. B., Hillyard, S. A.: Putting spatial attention on the map: timing and localization of stimulus selection processes in striate and extrastriate visual areas. *Vision Research*, 2001, 41, 1437–1457.

- Morrone, M. C., Ross, J., Burr, D. C.: Apparent position of visual targets during real and simulated saccadic eye movements. *J. Neuroscience*, 1997, 17, 7941 – 7953.
- Müri, R. M., Iba-Zizen, M. T., Derosier, C., Cabanis, E. A., Pierrot-Deseilligny, C.: Location of the human posterior eye field with functional magnetic resonance imaging. *J. Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 1996, 60, 445–448.
- Naidich, T. P., Brightbill, T. C.: The intraparietal sulcus: a landmark for localization of pathology on axial CT scans. *Int J Neuroradiol*, 1995, 1, 3–16.
- Naidich, T. P., Valavanis, M. D., Kubik, S.: Anatomic Relationships along the Low-middle Convexity: Part 1–Normal Specimens and Magnetic Resonance Imaging. *Neurosurgery*, 1995, 36, 517–532.
- O’Craven, K. M., Rosen, B. R., Kwong, K. K., Triesman, A. and Savoy, R. L.: Voluntary attention modulates fMRI activity in human MT-MST. *Neuron*, 1997, 18, 591–8.
- Pans, T.: Location and function of the human frontal eye-field: A selective review. *Neuropsychologia*, 1995, 475–483.
- Perry, R. J. and Zeki, S.: An event-related functional MRI study of saccades and covert shifts in spatial attention. 221.1. *Society for Neuroscience*, 1999, 25, 545.
- Raemaekers, M., Jansma, J. M., Cahn, W., van der Geest, J. N., van der Linden, J. A., Kahn, R. S., Ramsey, N. F.: Neuronal substrate of the saccadic inhibition deficit in schizophrenia investigated with 3D event related fMRI. *NeuroImage*, 2001, 13, 1091.
- Reeves, A., Sperling, G.: Attention gating in short-term visual memory. *Psychological Review*, 1986, 93, 180–206.
- Ridder, W. H., Tomlinson, A.: Suppression of contrast sensitivity during eyelid blinks. *Vision Res.*, 1993; 33, 1795–1802.
- Ross, J., Morrone, M. C., Burr, D. C.: Compression of visual space before saccades. *Nature*, 1997, 386, 598–601.
- Ross, J., Morrone, M. C., Goldberg, E., Burr, D. C.: Changes in visual perception at the time of saccades. *Neuroscience*, 2001, 24, 113–121.
- Sasaki, Y., Hadjihjani, N., Hibino, H., Dale, A. M., Rosen, B. R. and Tootell, R. B. H.: Local and global attention are represented retinotopically, not lateralized, in human occipital cortex. 6.1 *Society for Neuroscience*, 1999, 25, 1.
- Schall, J. D., Thompson, K. G.: Neural selection and control of visually guided eye movements. *Annu. Rev. Neurosci*, 1999, 22, 241–259.
- Schneider, W., Noll, D. C., Cohen, J. D.: Functional topographic mapping of the cortical ribbon in human vision with conventional MRI scanners. *Nature*, 1993, 365, 150–153.
- Sharpe, J. A.: Cortical control of eye movements. *Current Opinion in Neurology.*, 1998, 11, 31–39.
- Sheliga, B. M., Riggio, L., Rizzolatti, G.: Orienting of attention and eye movements. *Exp Brain Res*, 1994, 98, 507–522.
- Shepherd, M., Findlay, J. M., Hockey, R. J.: The relationship between eye movements and spatial attention. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 1986, 38, 475–491.

- Snyder, L. H., Batista, A. P., Andersen, R. A.: Coding of intention in the posterior parietal cortex. *Nature*, 1997, 386, 167–170.
- Somers, D. C., Dale, A. M., Seiffert, A. E., Tootell, R. B. H.: Functional MRI reveals spatially specific attentional modulation in human primary visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 1999, 96, 1663–1668.
- Sperry, R. W.: Neural basis of the optokinetic response produced by visual inversion. *J Comp Psychophysiol*, 1950, 43, 482–489.
- Sugiura, M., Kawashima, R., Wantanabe, J., Sato, Y., Maeda, Y., Matsue, Y., Satoh, K., Harada, A., Fukuda, H.: Human frontal and parietal cortices in memory-guided saccade: an event-related fMRI study. *NeuroImage*, 2001, 13, 5365.
- Tobler, P. N., Felblinger, J., Bürki, M., Nirkko, A. C., Ozdoba, C., Müri, R. M.: Functional organization of the saccadic reference system processing extraretinal signals in humans. *Vision Research*, 2001, 41, 1351–1358.
- Tootell, R. B. H., Hadjikhani, N. K., Vanduffel, W., Liu, A. K., Mendola, J. D., Sereno, M. I., Dale, A. M.: Functional analysis of primary visual cortex (V1) in humans. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1998, 95, 811–817.
- Valente, M., Naidich, T. P., Abrams, K. J., Blum, J. T.: Differentiating the Pars Marginalis from the Parieto-Occipital Sulcus in Axial Computed Tomography Sections. *Int J Neuroradiol*, 1998, 4, 105–111.
- Volkman, F.: Vision during voluntary saccadic eye movements. *J. Opt. Soc. Am.* 1962, 52, 571–578.
- Volkman, F. C., Riggs, L. A., Moore, R. K.: Eyeblinks and visual suppression. *Science*, 1980, 207, 900–902.
- von Cranach, M., Schmid, R., Vogel, M. W.: Über einige Bedingungen des Zusammenhanges von Lidschlag und Blickwendung. *Psychologische Forschung*, 1969, 33, 68–78.
- von Holst, E., Mittelstaedt, H.: Das Reafferenzprinzip. *Naturwissenschaften*, 1950, 37, 464–476.
- Watanabe, T., Sasaki, Y., Miyauchi, S., Putz, M., Putz, B., Fujimaki, N., Nielsen, M., Takino, R., Miyakawa, S.: Attention-regulated activity in human primary visual cortex. *J. Neurophysiol.*, 1998, 79, 2218–2221.
- Watanabe, Y., Fujita, T., Gyoba, J.: Investigation of blinking contingent upon saccadic eye movements. *Tohoku Psychologica Folia*, 1980, 39, 121–129.
- Wenzel, R., Wobst, P., Heekeren, H. H., Kwong, K. K., Brandt, S. A., Kohl, M., Obrig, H., Dirnagl, U., Villringer, A.: Saccadic suppression induces focal hypooxygenation in the occipital cortex. *Journal of Cerebral Blood Flow and Metabolism*, 2000, 20, 1103–1110.
- Wibbenmeyer, R., Stern, J. A., Chen, S. C.: Elevation of visual threshold associated with eyeblink onset. *Int J Neurosci*, 1983, 18, 279–286.
- Zee, D. S., Chur, F. C., Leigh, R. J., Savino, P. J., Schatz, N. J., Reingold, D. B., Cogan, D. G.: Blink saccade synkinesis. *Neurology*, 1983, 33, 1233–123G.

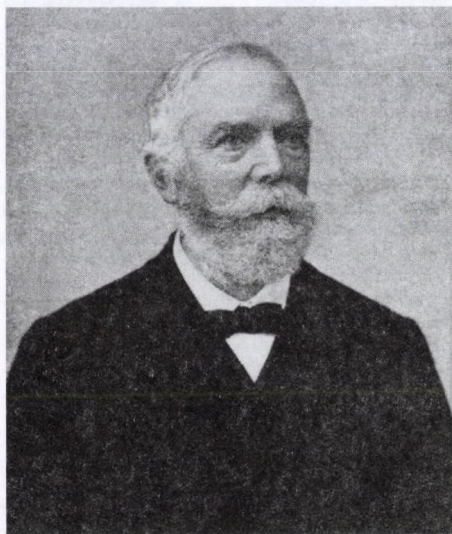
Borhidi Attila

AZ MTA RENDES TAGJA

MAGYARORSZÁG NÖVÉNY- FÖLDRAJZA ÚJ MEGVILÁGÍTÁSBAN

Elhangzott 2002. január 15-én

Történeti áttekintés



1. ábra

Anton Kerner (1831–1898)

Magyarország növényföldrajzi kutatása egy magyarellenes császári rendelettel kezdődik (1854), amely előírja, hogy a művészet és tudomány kifejezésére alkalmatlan, alacsonyabb rendű magyar nyelvet az oktatásban minden fokon a német nyelvvel kell felváltani. Ennek keretében kap tanári kinevezést 1855-ben az osztrák *Anton Kerner* (1831–1898) a Budai Főreál – mai Toldy Ferenc – Gimnáziumba, majd 3 év múlva főiskolai tanári kinevezést a pesti Ipartanodába. A rendkívül dinamikus gondolkodású fiatal budai tanár 1857-ben a Regensburgi Királyi Természettudományi Társaság kiadványában egy tanulmányt

közül arról, hogy az éghajlat megváltozása következtében a növények vándorlásra kényszerülnek, miközben új fajokká alakulnak át – két évvel megelőzve ezzel Darwin korszakalkotó könyvét a fajok eredetéről.

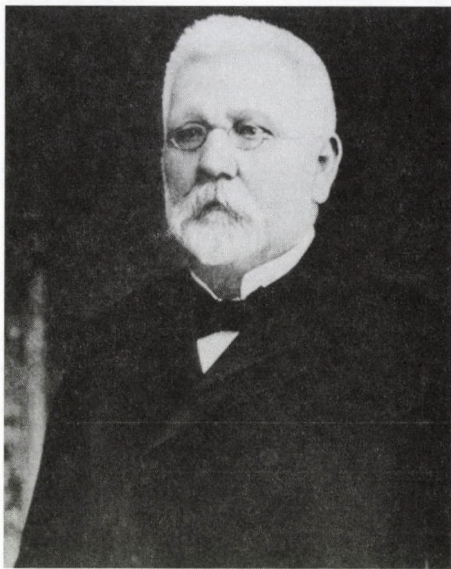
Kerner azért jön Magyarországra, mert meg akarja ismerni a pannóniai flórát, amely alsó-ausztriai szülőföldjén csak igen töredékesen van képviselve. Ezért meglátogatja a Buda körüli hegyeket és a Bakonyt, többször bejárja az Alföldnek Pest és Szeged, valamint Pest és Nagyvárad között elterülő részeit, továbbá a Bihar-hegységet. Elbűvöli őt az alföldi táj szépsége. Tapasztalatai alapján megírja a Kárpát-medence első növényföldrajzi nagymonográfiáját (*Das Pflanzenleben der Donauländer*, 1863), amely a tudományos elemzés és a szépirodalmi erényeket csillogtató izgalmas útleírás remek ötvözete, s amely szépségét és hőfokát tekintve Petőfi verseivel rokon, akitől több helyen is idéz. A könyv tudománytörténeti szempontból három alapvetően fontos megállapítást tartalmaz:

1. Az alföldi flóra pontusi eredetű, vagyis a Fekete-tenger partvidékéről származik.
2. Az Alföld közepe klimatikusan fátlan, pusztai övezet.
3. Leírja a homokkötés és egy láp feltöltődésének menetét, amelyek a világirodalom első szukcesszió-leírásai, s amelyekkel a növényşociológia és a dinamikus növényföldrajz korai előfutára.

A növényföldrajzi kutatások második nagy egyénisége *Borbás Vince* (1844–1905), az óriási munkabírási felfedező, a páratlanul éles szemű taxonómus, és mint növénygeográfus a magyar botanika talán legeredetibb elméje. Főműve, *A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete* (1900) című könyv rendkívül gondolatgazdag mű, amelynek 4 legfontosabb tézise:

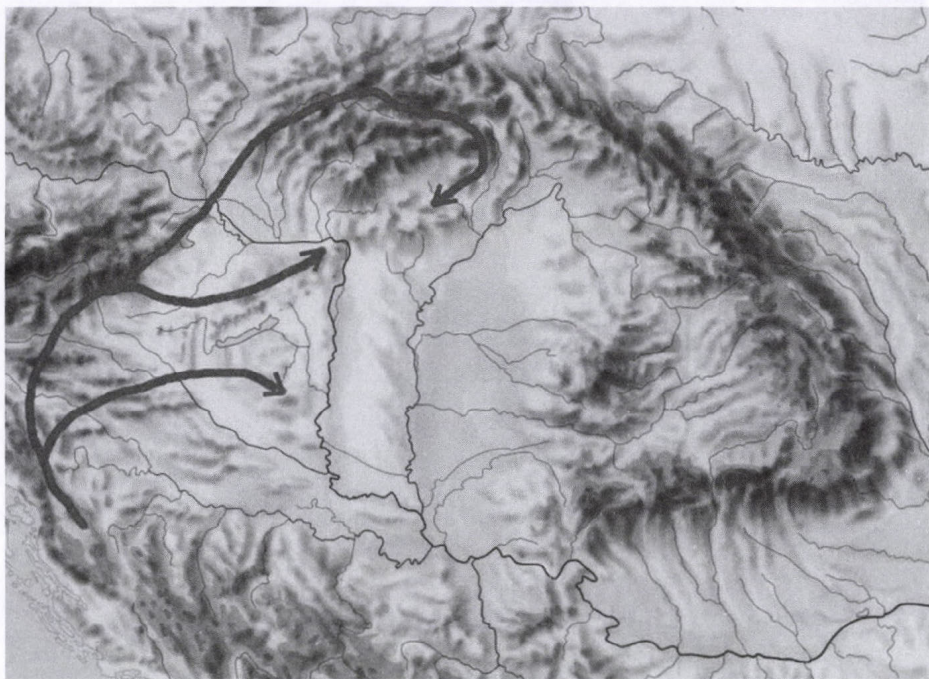
- az Ős-Fátia-elmélet
- az Ős-Mátia fogalma
- a hegyről füvesedés elmélete
- a pusztai növényzet mint magyar származék.

Az Ős-Fátia-elmélet lényege, hogy az Északi-Kárpátok belső mészkő-hegységeinek flórája meglepő rokon-



2. ábra
Borbás Vince (1844–1905)

ságot mutat az adriai Karszt és a Dinári Alpok flórájával, amelynek számos eleme a Keleti-Alpok közvetítésével jutott el az Ős-Fátrára. Ugyanennek a flóravándorlásnak részesei kisebb mértékben az üledékes kőzetekből felépülő dunántúli hegyvidékek is a Bakonytól a Pilisig.

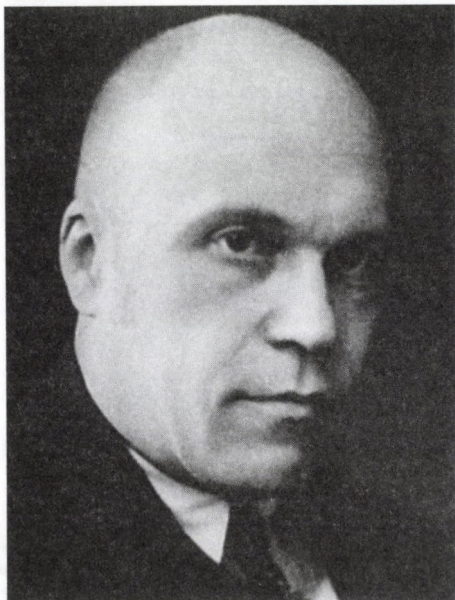


3. ábra

Növényvándorlási útvonalak Borbás Ősfátúra-elmélete (1900) szerint

Itt alkotja meg Borbás az Ős-Mátra fogalmát is, amelynek célja, hogy egységes elnevezést adjon egy geológiai és florisztikailag is heterogén hegységsorozatnak, amelyen azonos vegetációs övek alakultak ki.

Külön fejezetben foglalkozik a hegyről füvesedés folyamatával. Kimutatja a Középhegység sziklai növényzetének és az alföldi homokpuszták flórájának nagy hasonlóságát, s abból kiindulva, hogy a Középhegység geológiai idősebb az Alföld homokvidékeinél, genetikai kapcsolatot tételez fel a két flóra közt oly módon, hogy az Alföld homoki növényzete a Középhegység homokszerűen málló mészköveinek hordalékával ereszkedett le a homokos síkságra. Mindebből pedig egyenesen következik, hogy az Alföld pusztai növényzete nem keleti eredetű, hanem teljes egészében magyar származék.

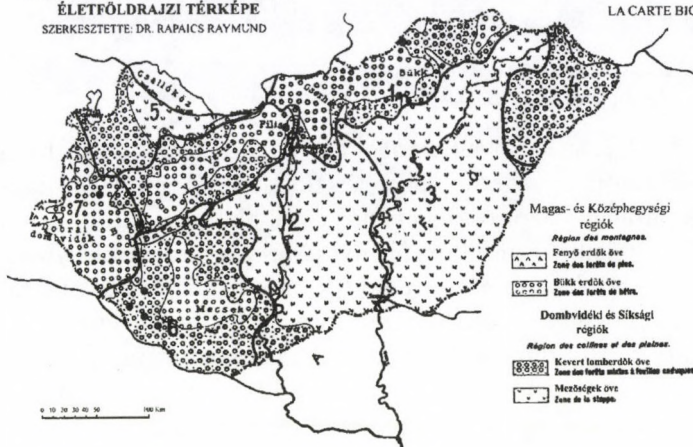


4. ábra
Rapaics Raymund (1885–1953)

Borbás e három utóbbi tézisét dolgozza össze egységes elméletté *Rapaics Raymund* (1885–1953), és ez lesz a Borbás-féle Ős-Mát-ra-el-mélet. Rapaics a magyar botanika nagy kultúrtörténésze, hatalmas fantáziával és ragyogó tollal megáldott tehetség, a fitoszociológia jelentős hazai úttörője. Írásainak tulajdonsága, hogy bennük a – még akkor – hiányzó természettudományos ismereteket gyakran helyettesítik kultúrtörténeti analógiákra épülő elméletek vagy következtetések, amelyek időnként a természetfilozófia határát súrolják, olykor viszont zseniális megsejtések forrásai. Legnagyobb hatású műve, az *Erdészeti Kísérletek* 1918-as kötetében megjelent nagy tanulmánya: *Az Alföld növényföldraj-*

Föld és Ember VII. évfolyamának melléklete

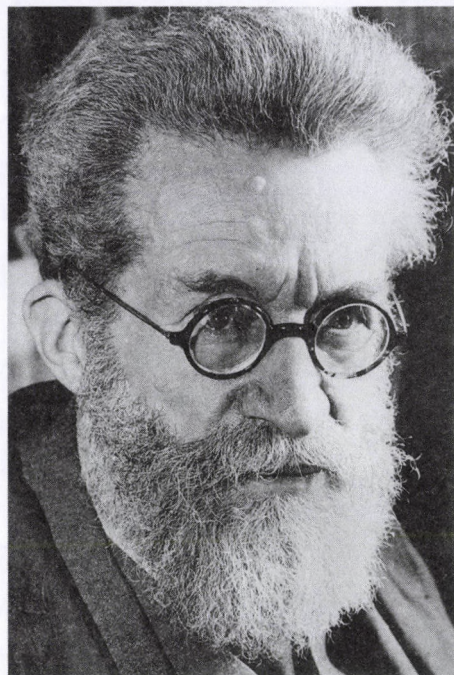
MAGYARORSZÁG (CSONKA TERÜLETÉNEK)
ÉLETFÖLDRAJZI TÉRKÉPE
SZERKESZTETTE: DR. RAPAIICS RAYMUND



5. ábra
Magyarország életföldrajzi térképe Rapaics (1927) szerint

zi jelleme, amit joggal nevezhetünk a hazai növényföldrajzi irodalom harmadik nagy alpművének.

Ebben először is élesen kritizálja Kerner pontusi elméletét, valamint az Alföld klimatikus fátlanságáról szóló megállapítását, és az Alföld erdős voltát igazolja, a Nyírség példájára hivatkozva. Itt alkotja meg és fejti ki részletesen az Ős-Mátra-elméletet mint a magyar földrajzi gondolat kifejeződését. Ennek lényege annak kimondása, hogy a Középhegység (Ős-Mátra) és az Alföld flórája egyetlen összetartozó és önálló – mondhatni autonóm – növényföldrajzi egységet alkot, a *magyarföldi flóraidéket*. Ez a terület megkülönböztetendő mind Közép-Európa egyéb flóraidékeitől, mind a pontusi flórától. Az Alföld flórája az Ős-Mátra lejtőiről származik, flórájuk egységét a hegyről füvesedés folyamata alakította ki. A továbbiakban Rapács kifejti a Duna völgyének mint a növény- és népvándorlások útvonalának fontosságát, végül pedig kifejti az Alföld műveltségtörténeti és nemzetgazdasági növényföldrajzát, amely a Kert-Magyarország gondolatának egyik legelső megfogalmazása, s amely a '30-as évek népi íróinak és különösen Német Lászlónak az írásai nyomán válik stratégiai programmá.



6. ábra

Boros Ádám (1900–1973)

Növényföldrajzi szempontból további fontos munkái a *Növények társadalma* (1925), a növényoszociológiai tudomány első magyar nyelvű összefoglalása (l. Borhidi székfoglalója: *A növények társadalma új megvilágításban*. 1994, megj. 1997.) és a kevesek által ismert és elfeledett *Magyarország életföldrajzi térképe* a *Föld és Ember* 1927-es kötetében, amely már tartalmazza az összes fontos elemét Magyarország ma is érvényes növényföldrajzi felosztásának.

A következő – és sokáig feledésbe merült – mozzanat Boros Ádám (1900–1973) kétfázis-elmélete (1926), amelyben azt fejtegeti, hogy az Alföld pusztai elemeinek elterjedésében két fázist lehet megkülönböztetni: az első a történelem előtti időkben való spontán bevándorlás és megtelepedés időszaka, a második az em-



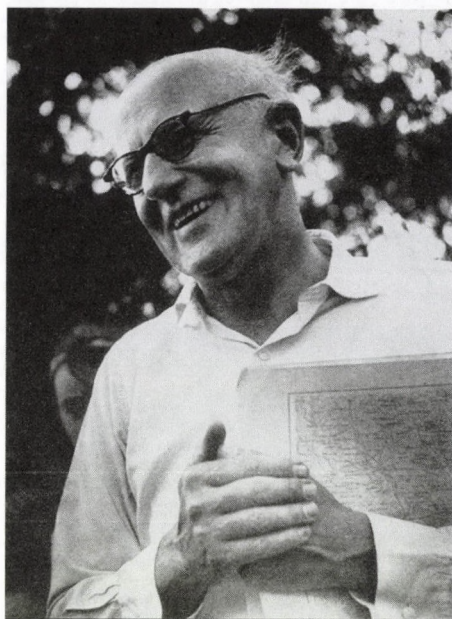
7. ábra
Soó Rezső (1903–1980)

az emberi tevékenység alakított kultúrpusztává. 1929-ben azonban Debrecenbe kerül egyetemi tanárnak, ahol szembesül a szinte teljesen erdős nyírségi tájjal, amelynek csak a homokbuckáit borítja pusztai növényzet. Ennek a felismerésnek és a lengyel Paczoski tanulmányainak hatására alakítja ki az alföldi vegetáció erdőssztyepp-elméletét, amely máig helytállónak bizonyult. Soó további fontos teljesítménye hogy Rapaics nyomán a hazai növényföldrajzi tanulmányok szintéziseként megalkotja Magyarország korszerű növényföldrajzi regionalizációját.

A sor utolsó nagy alakja Zólyomi Bálint (1908–1997), akinek életmű-

beri tevékenység – erdőirtások, lecsapolások – hatására kialakuló másodlagos szabad felszíneken való szétterjedése. Ezt az elméletet az osztrák Wendelberger 1954-ben írt tanulmányában zseniálisnak minősíti, s ezzel bedobja Erisz almáját a magyar növényföldrajzi közéletbe. Az '50-es évek végén éles polémia alakul ki Soó és Boros között a gondolat prioritásáért, több cikkben is idézve saját korai publikációik perditőnek szánt szövegrészeit.

Soó Rezső (1903–1980) eleinte több vonatkozásban is Rapaics nyomdokain halad, és 1926-ban Rapaicsot követve az Alföldet eredetileg erdős tájnak tekinti, amelyet



8. ábra
Zólyomi Bálint (1908–1997)

vében 3 jelentős alkotás gazdagítja a hazai növényföldrajzi kutatásokat. A *Középdunai flóráválasztó és a dolomit jelenség* című tanulmányában (1942) meghúzza az Ős-Mátrát kettéosztó flórafejlődési választóvonalat, amely egyszerre geológiai, éghajlattani és florisztikai határvonal, és kifejti a dolomitközet alapvető fontosságát a hazai reliktum növények fennmaradásában. 1952-ben a Balaton üledékeinek palinológiai vizsgálatával először ad teljes képet a jégkorszak utáni növénytakaró változásairól, megalkotva a Kárpát-medence posztglaciális vegetációtörténetének első leírását. Ez teszi számára lehetővé, hogy 1958-as nagy tanulmányában (*Budapest Természeti Képe*) időben is pontosítsa az Ős-Mátráról történt hegyről füvesedés különböző fázisait.

Összefoglalva az Ős-Mátra-elméletről való korábbi ismereteket, megállapíthatjuk, hogy az

- bár Borbás gondolatára épül, mint elmélet Rapaics alkotása; lényege, hogy:
- a Középhegység (Ős-Mátra) és az Alföld flórája egyetlen összetartozó és önálló növényföldrajzi egységet alkot, ez a *magyarföldi flórávidék*, amely
- különbözik mind Közép-Európa egyéb flórávidékeitől, mind a pontusi vagy egyéb keleti flóráktól, mert
- az Alföld flórája – a hegyről füvesedés eredményeként – az Ős-Mátra lejtőiről származik.

Az Ős-Mátra-elmélet jelentőségének megértéséhez két körülményt kell figyelembe vennünk, az időpontot, amelyben született, és a politikai-társadalmi előzményeket, amelyek a megszületését sugallták.

Az Ős-Mátra-elmélet 1918-ban született, amikor Trianon már szörnyű sejtésként lebegett Magyarország fölött, s ebben a légkörben az elmélet már nemcsak természettudományos tézis volt, hanem politikai üzenet is: a magyar élettér földrajzi és növényföldrajzi megfogalmazása. A '20-as években pedig, amikor Trianon szörnyű valósággá vált, amikor a magyar államiság léte válik kérdésessé, amikor a magyar tudományt is számos atrocitás éri, az ország adatbázisait széthurcolják az utódállamokba, Jávorka Sándor *Magyar Flóráját* eltulajdonítják, és Románia flórájaként adják ki stb. Ebben a társadalmi-politikai vész helyzetben az Ős-Mátra-elmélet nemzeti hitvallássá magasztosul és a magyar geográfiai és növényföldrajzi identitástudat egyik sarkalatos pontjává válik, amelyet nem illik vitatni, és ezzel a tudatos vagy tudat alatti érzelmi háttérrel idővel dogmává merevedik. Erre utal az a tény, hogy Degen Árpád 1918-ban írt kritikai recenziója a későbbiekben teljesen visszhang nélkül marad.

Az Ős-Mátra-elmélet sugalmazásának és annak megértéséhez, hogy miért forradalmi tett a magyarföldi flórávidék kimondása, vissza kell nyúlni a szabadságharc utáni évekig. Az elnyomás évtizede alatt a magyarságnak szembe kellett néznie a nemzetbeolvasztás stratégiájával, azzal, hogy a magyarságot jött-ment, civilizálatlan nomádnak, a magyar tájat értéktelen, keleti pusztának stb. nyilvánították. Kerner pontusi elmélete a flóra keleti származásáról és az Alföld fátlanságáról szándéktalanul is a fenti politikai nézeteknek szolgáltatott muníciót. Ezek ellen a lealacsonyító minősítések ellen a tudomány fegyverével is fel kellett lépni. A magyar társadalmat a múlt század második felében végig megosztotta a kiegyezéspártiak és a köztársaság- vagy Kossuth-pártiak szembenállása. Ez a botanikában a kernerianusok és az antikernerianusok szembenállása formájában nyilvánult meg. Az előbbiekhöz számos nagy tekintélyű tudós tartozott, mint Janka Viktor, sőt akadémiai tagok is, mint Jurányi, Mágócsy-Dietz vagy Degen, és szintén ehhez a vonalhoz tartozott Boros Ádám, akik a florisztikai kutatást tartották elsőrendű fontosságúnak. Ezzel szemben álltak a Kossuth-pártiak, akik a magyar tudomány nemzeti elismertségéért küzdöttek, és azért, hogy a magyar föld növényföldrajzi önállóságát kutatásaikkal is kifejezzék. (Ne felejtjük el, hogy Kossuth közel áll a magyar botanikusok szívéhez, hiszen maga is amatőr gyűjtő volt, akinek herbáriumát a Természettudományi Múzeum őrzi!) Ennek az irányzatnak legkiemelkedőbb személyisége volt Borbás Vince, akit ezért nevez Soó a „legmagyarabb botanikus”-nak, s ennek a vonalnak volt a folytatója Rapaics Raymund, majd Soó Rezső, aki 1929-ben tudományos programként hirdeti meg, hogy a magyar föld növényzetét magyar kutatóknak kell feltárniuk. Még 100 évvel a Bach-korszak után, az 1950-es évek végén kirobbanó Boros–Soó polémiaiban is e két tábor „utolsó mohikánjai” csapnak össze egymással.

Az Ős-Mátra-elmélet kritikája

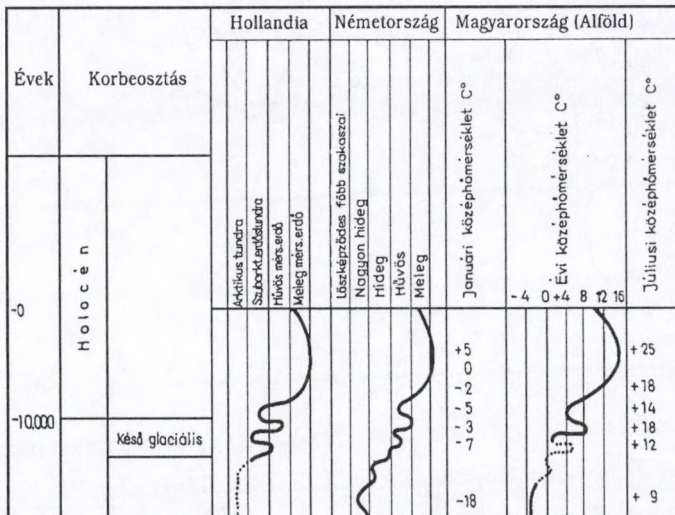
A továbbiakban az a kérdés, hogy az Ős-Mátra-elmélet mennyire állja meg a helyét közel 100 évvel keletkezése után, újabb ismereteink birtokában. Ilyen ismeretek

- az Alföld és egész Európa éghajlatának és növénytakarójának változásairól az utolsó 70 000 évre vonatkozóan,
- az európai kontinens flórájáról s annak elterjedéséről.
- bizonyos nemzetségek fajai között fennálló genetikai kapcsolatokról,

- a homoki, sziklai stb. növények ökológiájáról és alkalmazkodóképességéről,
- a fajkeletkezés módjairól,
- az evolúciós centrumok ökológiájáról.

Mindezek birtokában több vonatkozásban is kételyek merülnek fel az Ős-Mátra-elmélet állításaival szemben, különös tekintettel a hegyről füvesedésre. Ezek a kételyek a következők:

Nem egyeztethető össze a délről északi irányba történő növényi invázióval szemben, ellenkező irányba végbemenő hegyről füvesedés. 10 200 évvel ezelőtt ugyanis, az utolsó pleisztocén lehűlés végén, egy rendkívül gyors fölmelegedés indul meg, amely 7500–5000 évvel ezelőtt éri el csúcspontját, a posztglaciális klímaoptimumot. Ez alatt a mintegy 3000–5000 év alatt az Alföldön az évi középhőmérséklet +4 fokról +15 fokra, a januári középhőmérséklet –5 fokról +5 fokra, a júliusi középhőmérséklet +14 fokról +25 fokra emelkedik, vagyis az Alföld éghajlata a mainál átlagosan 5 fokkal volt magasabb, és a dél-boszniai Mostar vagy a bulgáriai Várna mai éghajlatának felelt meg. Ez a hirtelen nagymérvű felmelegedés a növénytakaró inváziószerű északra vándorlását kellett hogy előidézze. Hogy ennek méreteit és intenzitását megértsük, Komlódi Magda térképeit kell megvizsgálnunk, amelyek néhány olyan fajkombináció mai elterjedési térképét ábrázolják, amelyek a felmelegedés kezdetén még együtt fordultak elő az Alföldön. Ezekből kitűnik,



9. ábra

A holocénkori felmelegedés hőmérsékleti görbéi Járainé Komlódi Magda (1987) nyomán

hogy a pleisztocén kori flórának 4000 év alatt 1500–2000 km-t kellett északra vándorolnia Dél- és Közép-Skandináviáig. Tekintetbe véve az északi flórák kb. 1500 fajos nagyságrendjét és a Kárpát-medence közel 5000 növényfajt tartalmazó flóráját, mintegy 4000 növényfajnak kellett 4000 év alatt helyet cserélnie Közép- és Észak-Európa között. Igen kevésbé valószínű, hogy egy ilyen volumenű, északra irányuló növényi áradattal szemben a Középhegység lejtőiről jelentős növénylevándorlás mehetett végbe.

A hegyről füvesedés másik indoka egy geológiai evidenciára épül, arra ugyanis, hogy a hegyvidékek geológiailag idősebbek a síkságoknál. Ha a kőzetek korát nézzük, ez feltétlenül igaz, de ha a felszínnek mint termőhelynek a korát vesszük szemügyre, ez nem feltétlenül van így. Az erózió



10. ábra

A késő-glaciális Kárpát-medencei fajainak mai elterjedése Járainé Komlódi Magda (1987) szerint

ui. állandóan újratermeli a sziklafelszínt, amely azonban hiába áll krétakori kőzetből, ha maga – mint felszín – egészen fiatal. Kelet-Afrikában szerzett tapasztalataim azt mutatták, hogy az ősi kristályos hegyvonulatok és a lábaiknál elterülő síkságok flórája teljesen különböző, és hasonló módon különbözik az Andok flórája az Amazonas-medence növényvilágától. Nem törvényszerű tehát, hogy a fiatalabb síkság az idősebb hegyekről kapja a flóráját.

A hegyről füvesedés elméletét támogatták olyan taxonómiai kapcsolatok, amelyek feltételezték, hogy bizonyos hegyvidéki fajok a síkságra leereszkedve más fajokká alakultak. A citológiai vizsgálatok azonban elmentmondó eredményeket produkáltak, ui. kiderült, hogy a hegyvidéki flórák poliploid fajokban jóval gazdagabbak, mint a síkságiak, amiből az következik, hogy azonos rokonsági körön belül a hegyvidéki taxon fiatalabb a síkságinál. Kerner 14 fajpárt sorolt fel annak bizonyítására, hogy a leereszkedés során keletkezett hegyi taxonból a síksági faj. Valamennyiükről bebizonyosodott, hogy a feltételezett kapcsolat lehetetlen vagy valószínűtlen (Borhidi, 1997). Itt két példát mutatunk be illusztráció gyanánt:

Valamennyi szerző hivatkozik arra, hogy a dolomitszikla fehér szegfűje (*Dianthus regis-stephani*) a Duna–Tisza köze homokjára leereszkedve *Dianthus serotinusszá* alakult. Baksay (1970) és Borhidi (1968) vizsgálataiból kiderült, hogy ez lehetetlen, mert a sziklai szegfűvek teljes alakköre hexaploid fajokból áll 90 kromoszómával. A *Dianthus serotinus* ellenben a szintén homoki *Dianthus arenariusszal* együtt tetraploid, vagyis csak fordított irányú genetikai kapcsolat volna lehetséges köztük. A legvalószínűbb azonban az, hogy a síkságon tetraploid, a hegységekben pedig hexaploid fajok vándoroltak, és közöttük nem volt közvetlen genetikai kapcsolat.

A hegyről füvesedés másik – sokak által hivatkozott – példáját az árvalányhajfajok (*Stipa*) képezik, amelyekről már Borbás kimutatja, hogy a Középhegységben 12 fajjal képviselt nemzetségnek az Alföldön mindössze 3 faja fordul elő. A *Stipa* nemzetség taxonómiájáról szerzett ismereteink forradalmian megváltoztak az elmúlt három évtizedben. Mai tudásunk szerint leggyakoribb hazai *Stipa* fajaink (*S. joannis*, *S. crassiculmis*, *S. eriocaulis*, *S. pulcherrima*) nem keleti, hanem déli származásúak, és alapvetően sziklalakó fajok. Az Alföld homokjának saját árvalányhaja van, a *Stipa borysthénica*, amely világosan pontusi rokonságú, következésképpen nem származhat a hegyekről. A sort hosszan folytathatnánk hasonló példákkal (Borhidi, 1997).

Végül az Ős-Mátra-elmélettel szemben támadt kételyek közt nem lehet elhanyagolni az ökológiai jellegű problémákat sem, nevezetesen annak indoklását, hogy minek a hatására keletkeznek a pionír sziklai növényben in-

váziós szerepre alkalmas tulajdonságok. Tudjuk, a sziklai pionírok általános tulajdonsága, hogy a termőhelyi szélsőségeket jól elviselik, de a versenyt rosszul tűrik. A szikla egy versenymentes menedék, ezért az ott élő növények túlnyomó része reliktum. A reliktum növény azonban éppen ezért nem szabadon vándorló polgár, hanem a sziklai termőhely által házi őrizetben tartott értékes fogoly, amelynek fogsága annál szigorúbb, minél különlegesebb a sziklai termőhelyet adó közet kémiai összetétele, amilyen pl. a dolomit vagy a serpentiné. Teljességgel valószínűtlen, hogy egy sziklai reliktum a gleccserek elolvadása után felszínre került átnedvesedett, szervesetlen tápanyagokban gazdag, táptalaj-minőségű aljzaton, a társulásalkotó fajok tömegesen megjelenő, gyorsan nöövő propagulumai közt, esélyes kompetitor legyen. Az elszigetelt sziklai életmód gyakran vezet a biotípus valenciájának csökkenéséhez, amelyet a biotípus kimerülésének is neveznek. Erre a szituációra kiváló példát nyújt az alpesi gleccserboglárka (*Ranunculus glacialis*), amelynek 12 biotípusa maradt fenn a jégkorszak alatt az Alpok különböző részein. Ezek közül csak kettő volt, amely meg tudta tartani migrációs képességeit, és a holocén folyamán visszajutott Észak-Európába, a többi alpesi reliktum maradt.

Új Ős-Mátra-elmélet

A fent vázolt kérdéseknek az új tudományos ismeretek birtokában való megválaszolása érdekében az Ős-Mátra-elméletet újra kell gondolnunk. Ennek az újragondolásnak a lényege az, hogy egyrészt beiktassunk olyan új elemeket az elméletbe, amelyek azt újra konzisztenssé, egyszersmind korszerűvé teszik, másrészt az elmélet helytálló eredeti állításait a megfelelő helyekre illesztve megőrizzük. Az így kialakított Új Ős-Mátra-elmélet kilenc tézist tartalmaz, amelyek a következők:

1. A hegyre torlódás

Az új elméletnek ez teljesen új eleme, amely lehetővé teszi az elmélet összes korábban született eredményének helyes értékelését. A hegyre torlódás a holocén flóravándorlás első és alapvető folyamata, amely az utolsó lehűlés, a Dryas III végétől (10200 BP) a posztglaciális klímaoptimum, az Atlantikum végéig (5000 BP) tart. Ez alatt az idő alatt egész Európában folyamatos fölmelegedés zajlik, amely szükségszerűen egy délről északra

irányuló nagy flóraáramlást hömpölyget végig a kontinensen. Az Alföld azonban nem nyitott síkság, mint a Baltikum vagy az Orosz Tábla, hanem magas lánchegységektől körülvelt medence, amelynek az északi peremén tornyosuló hegyek feltartóztatják és feltorlasztják ezt az áramlatot. Minden egyes periódus növényeiből ezért bizonyos mennyiség, bizonyos fajok populációi itt maradnak hírmondónak, és a hegyvidékek magasabb régióiba hatolnak, vagy az alacsonyabb hegyek versenymentes, mikroklimatikusan védett élőhelyein vagy az Alföld hűvös északi öbleiben kialakuló hideg zugokban találnak menedéket. Minden előző periódus flórája feltorlódik a hegyek lejtőire a mögötte haladó új kolonizátorok nyomása alatt, és igyekszik megtalálni a hegyvidék gazdagabb termőhelyi kínálatából a számára megfelelőt.

Ez a hegyvidék emelt színpad effektusa, amelyben a hegyvidék úgy működik a síksággal szemben, mint az emelt színpad a sík színpaddal szemben. Az előzőn sokszorta több szereplőt lehet elhelyezni úgy, hogy azok mind láthatók és szerepeik eljátszására alkalmasak legyenek. A hegyvidék tehát több egymást követő klimatikus és vegetációs korszak élővilágának befogadására és elszállásolására, sőt mozgatására is képes, míg a termőhelyi változatosságát tekintve sokkalta szegényebb síkság kényszerűen mindig az aktuális flórához van kötve. Ez azonban nem azt jelenti, hogy a síkság flórája elsődlegesen a hegyvidékről származik, hanem azt, hogy a hegyvidék képes több egymás után bevándorló és kialakuló síksági flórát felhalmozni és megőrizni.

Hogy termőhelyi változatosságban és a természetes élőközösségek sokszínűségének tekintetében a hegyvidék mennyivel gazdagabb lehetőségeket kínál, azt az 1. táblázat jól szemlélteti.

1. táblázat

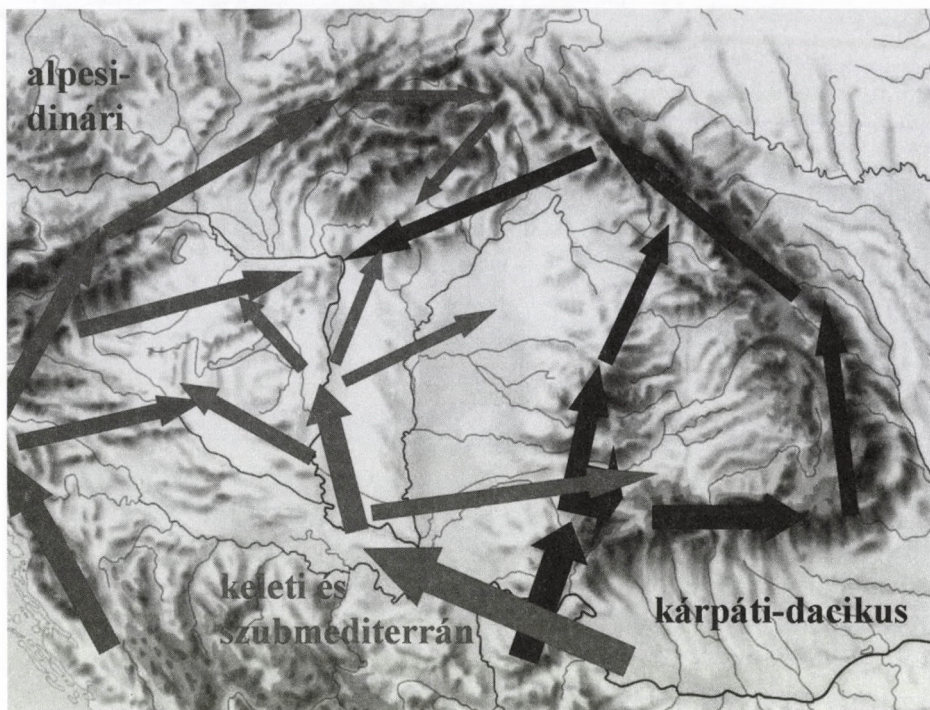
	Alföld	Középhegység
Természetes élőhelyek száma	29	42
Pusztai elemek számára alkalmas	10	21
Természetes növénytakaságok száma	134	216
Vízi és sziki növénytakaságok nélkül	62	170
Gyomtakaságok száma	90	50

Forrás: Fekete G.–Horváth F.–Molnár Zs. (1997): *Nemzeti Élőhely Regiszter*, és Borhidi A.–Sánta A. (1999): *Vöröskönyv Magyarország növénytakaságairól*

A hegyre torlódás során tehát előbb a preboreális fenyő-nyír korszak elemei tölték fel az utolsó jégkorszak növényeit a Középhegység völgyeibe

és északi lejtőire, majd a boreális mogyorókor melegkedvelő lombos fái és a beözönlő sztyeppvegetáció növényei tették ugyanezt a fenyő-nyír kor növényeivel, végül pedig az örökzöld elemekben gazdag szubmediterrán növényzet szorította fel a sztyeppnövényzetet a Középhegység lábaira és sziklás gerinceire.

A Középhegység ennek a folyamatnak köszönheti florisztikai gazdagságát. Két szárnya ui. geológiailag és növényföldrajzilag különböző eredetű. A Dunántúli-középhegység a Keleti-Alpok nyúlványa, amely főleg üledékes kőzetekből épül fel, flórája pedig alpesi és dinári eredetű, s ahogyan azt már Borbás kimutatta, rokon a horvát Karszt, a Keleti-Mészkő-Alpok és az ún. Ős-Fátra növényvilágával. Ezzel szemben az Északi-középhegység a Kárpátok belső, vulkanikus vonulata, amely flóráját az erdélyi Kárpátok közvetítésével a Kelet-Balkánról kapta. Ezt a két különböző flórát jól jellemzi, hogy a Dunántúli-középhegységnek 157 saját faja és alfaja van az Északi-középhegységgel szemben, míg ez utóbbi flóráját 104 balkáni és da-



11. ábra

A posztglaciális kor fontosabb növény-bevándorlási útvonalai

cikus elterjedésű faj jelenléte minősíti. A Balkánról és a Duna-völgyön át beáramló és az Alföldről több hullámban feltorlódott növényfajok száma ezzel azonos nagyságrendű fajkészlet 140 fajjal, amely nagyrészt egyenletesen oszlik el a Középhegység lejtőin, és pontosan ez a feláramlott flóra teszi egyöntetűvé a Középhegység vegetációs képét, és teszi azt Ős-Mátrává.

2. Hegyről füvesedés

A kérdés most már az, hogy volt-e egyáltalán hegyről füvesedés, vagyis hogy Borbás és követői teljes mértékben optikai csalódás áldozatai, vagy bizonyos időszakban a holocén idején mégis lejajlott-e egy ilyen folyamat. A válasz határozott igen. Ez a folyamat jól elkülöníthető a hegyre torlódás idejétől, mert a klímaoptimumot követő szubboreális vagy Bükk I korszaktól kezdődően napjainkig tart. Jellemzője egyrészt az éghajlat kisebb-nagyobb ingadozásokkal tarkított lehülése és szárazodása, valamint az egyre fokozódó emberi beavatkozás a táj és a vegetáció képébe. Ebben az időszakban a flóra északi irányú áramlása megáll, és megkezdődik a belső átrendeződés, valamint a hegyvidéki elemek egy részének az Alföldre való leereszkedése. Ezzel párhuzamosan főleg a szárazodás és az antropogén tájhasználat hatására megindul erdőirtások által megnyíló területekre pusztai elemek ereszkednek le a Középhegység déli lejtőiről, a mezőgazdasági tevékenység következtében pedig megindul a gyom jellegű fajok megjelenése és elterjedése a flórában. Hogy ez a folyamat erőteljesebben érinti az Alföldet, mint a Középhegységet, arra bizonyíték, hogy csaknem kétszer annyi gyomtársulás alakult ki az Alföldön, mint a Középhegységben (1. táblázat).

3. Kétfázis-elmélet

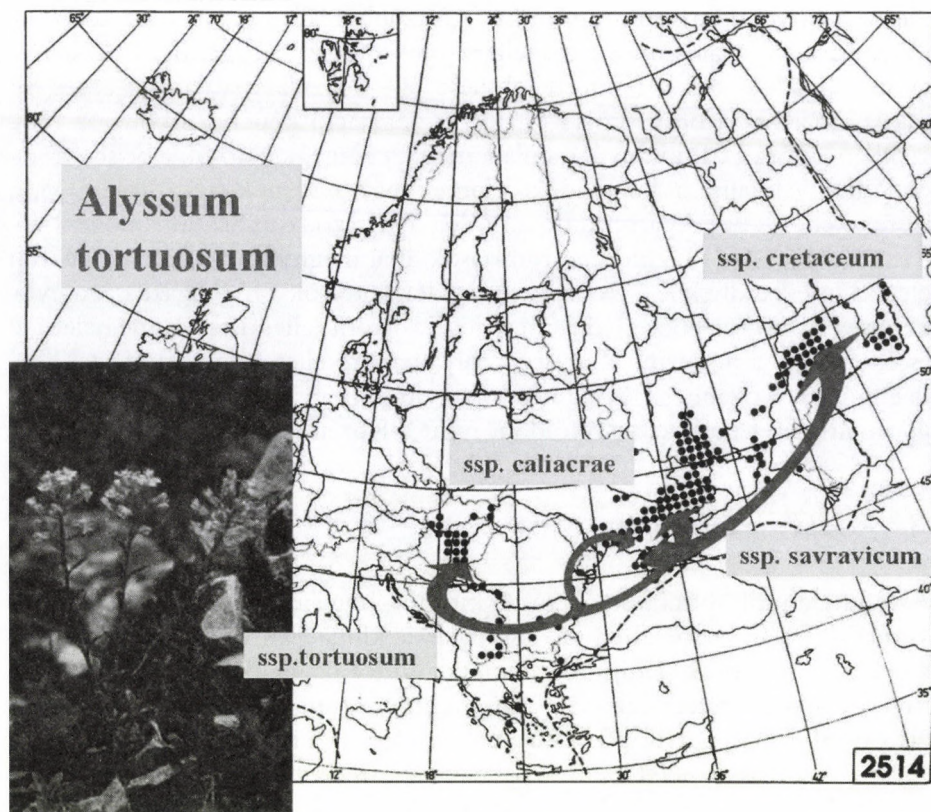
Az eddig elmondottakból világosan kitűnik, hogy az Új Ős-Mátra-elmélet kétfázis-elmélet, amelyben az első fázis a klímaoptimumig tartó hegyre torlódás, a második pedig a klímaoptimumtól napjainkig terjedő hegyről füvesedés és flóraátrendeződés. Történelmi terminológiával élve az első fázis a honfoglalás, a második a konszolidáció és az államalapítás kora.

Ez a kétfázis-elmélet nem azonos azzal, amelyet Wendelberger Zweiphasentheorie néven az Alföld pusztai flórájának eredete szempontjából alapvetőnek minősített (1954), és amelynek első megfogalmazása (1926), majd részletes kifejtése Boros (1958) nevéhez fűződik. Ebben Boros a két

fázist oly módon különíti el, hogy az elsőben történt a természetes pusztai flóra bevándorlása, a másodikban pedig az emberi hatásra való szétterjedése. A különbség a két felfogás közt az, hogy Boros értelmezésében a két folyamat között csak az ember beavatkozása jelenti a különbséget, és nem a klíma- és flóravándorlás iránya, amelyhez a második fázisban az emberi tevékenység is jelentősen hozzájárult.

4. A pusztai elemek származása

A pusztai elemek délkeletről származnak. Mai elterjedésük alapján keleti elemeknek mondjuk őket, de nem keletről, hanem a Fekete-tenger vidé-



12. ábra

Az *Alyssum tortuosum* populációinak vándorlása és taxonómiai feltagolódása

kéről a Duna völgyén keresztül jutottak hozzánk, vagyis a keleti és a pan-non flóra egyszerre, egymással párhuzamosan alakult ki.

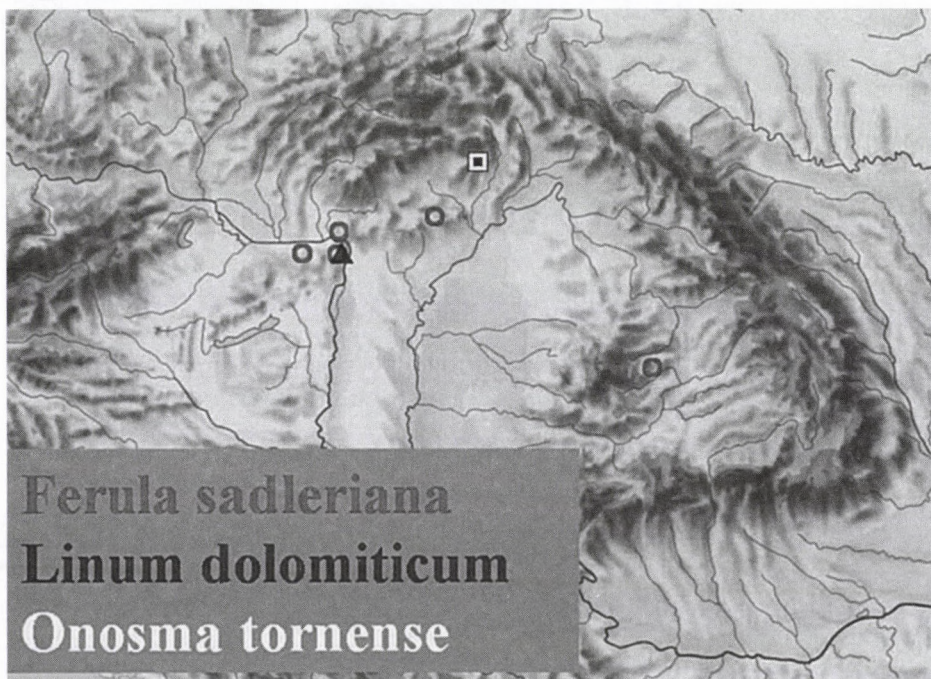
A folyamat illusztrálására modellnövényként a homoki ternye (*Alyssum tortuosum*) szolgálhat, amely ma a Kárpát-medencétől az Alsó-Volga vidékéig fordul elő, s amelyről Borbás azt feltételezte, hogy a piliszszentiváni dolomithegyekről ereszkedett le a Rákos mezejére, vagyis a Duna–Tisza közére. Ezzel szemben bizonyíthatóan az *Alyssum tortuosum* fejlődési központja a Fekete-tenger környékén van, vagyis a faj pontusi származású, ahonnan populációi négy különböző irányba vándorolva négy alfajra tagolódtak. A ssp. *tortuosum* a Duna–Tisza köze bennszülöttje, a ssp. *caliacrae* a Kelet-Balkán, a Fekete-tenger partvidékének és Délnyugat-Ukrajnának növénye, a ssp. *savranicum* a Krím-félszigetről indulva a Don folyó mentén hatolt északra, míg a ssp. *cretaceum* a Donyec-hátság bennszülöttje. A magyarországi populációk egyértelműen bizonyítják a pontusi származást.

Az Ős-Mátra flórafelhalmozó szerepe nem egyedülálló jelenség. Hasonló szerepet játszik Dobrudzsában a Babadag, a Krímben a Jajla hegység, keleten a Donyec-hátság. Korábban a szerző a kubai Sierra Maestrában, újabban más szerzők közép-ázsiai hegységekben mutatták ki, hogy a középhegységi területek biodiverzitása magasabb, mint az alacsonyabb vagy a magasabb régióké.

5. Az alföldi bennszülött fajok keletkezése

Bennszülött fajaink elterjedési mintázatát vizsgálva azt tapasztaljuk, hogy az Alföld és a Középhegység bennszülöttjei különböző elterjedési mintázatot mutatnak. Míg a Középhegység bennszülöttjei térben szétszórtnak, gyakran pontszerűen, változatos termőhelyi körülmények között fordulnak elő, az alföldiek nagy, összefüggő területeket borítanak, főleg a Duna–Tisza közén és kizárólag homokon találhatók.

A jelenség magyarázatára az *Amazonas-modellt* találtam alkalmas válasznak. Az Amazonas medencéje egyetlen, hatalmas síkság, amelyen a folyam teljes hosszában szinte ugyanazon a szélességi fokon folyik végig, következésképpen a folyó mentén nincsenek jelentős klimatikus és vegetációs különbségek. Ennek ellenére az Amazonas folyása mentén hét nagy fajfejlődési központ található, amelyek flórája jelentősen különbözik. Ezek a flórafejlődési központok mindenütt ott találhatók, ahol az Amazonas ágai leérnek a síkságra, vagy a nagy mellékfolyók betorkollása környékén. Mindezekben a helyeken a folyó állandó zátonyépítő, mederalakító és partromboló tevékenységet folytat, és mintegy 10–15 évenként teljesen átala-



13. ábra

A Középhegység néhány bennszülött fájának elterjedése

kítja a folyó környékének helyszínét, új és új felszíneket hozva létre, ahol mindig újraindul a szukcesszió (Salo et al., 1986). Ezek a területek a természet nagy, nyitott laboratóriumai, ahol az evolúciós és adaptációs kísérletek az újrakeletkező „táptalajokon” rövid időközönként megismétlődnek, úgyhogy más-más növénycsaládok rokonsági körei kapják meg a kolonizálás lehetőségeit és a felszabaduló erőforrásokkal való gazdálkodás esélyét.

Valószínűsíthető, hogy a holocén fölmelegedés folyamán és különösen a meleg, csapadékos Atlantikum idején a Duna vízhozama a mainak akár többszöröse is lehetett, és több ágra szakadva folyt végig a Duna–Tisza közén, teljesen hasonló dinamikával építve fel a Duna–Tisza köze hátságait, amelyeknek utolsó tagjai a Szentendrei- és a Csepel-sziget. A Duna medervándorlásaival a keletkezett hordalékkúpokból kialakult, részben mozgó aljzatú dűnevidéken egy teljesen hasonló elven alapuló, hatalmas kísérleti teret működtetett évezredekken keresztül, ráadásul változó klimatikus körülmények között. Ennek az eredményeként nemcsak félsivatagi és pusztai endemizmusok egész sora alakult ki és izolálódott, hanem az ártér is



14. ábra

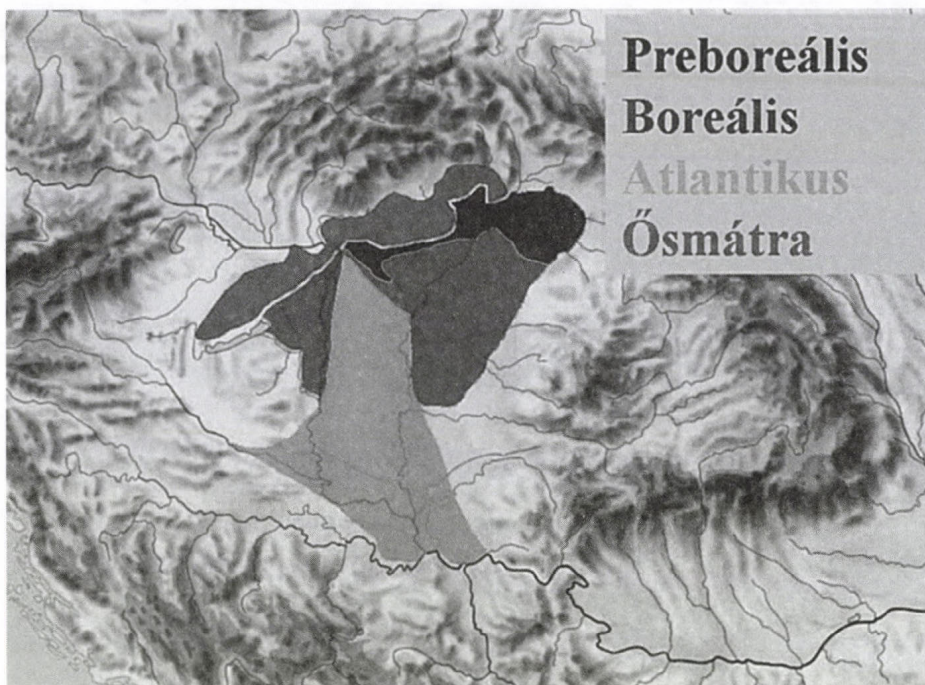
A Colchicum arenarium, mint jellegzetes alföldi bennszülött elterjedése

kitermelte a maga bennszülöttjeit a magyar kőris és a fekete galagonya formájában. Fontos látnunk, hogy kisebb volumenben ugyanez a folyamat ment végbe a Tisza árterén is, ahol a Nyírség homokján hasonló módon keletkeztek bennszülött taxonok.

6. Az Alföld táji és biológiai sokszínűsége a posztglaciális flóratörténet fázisait őrzi számunkra

Máig megoldatlan talány, hogy hozzáértő szakemberek részéről hogyan születhetett annyi különböző vélemény és oly heves polémiák az Alföld növényföldrajzi jellegéről. Ezt csupán részben magyarázza, hogy nagy területeken teljesen eltűnt az eredeti növénytakaró. A magyarázat csak az lehet, hogy az Alföld különböző tájai más-más növényzeti korszak jellegzetes vegetációját őrizték meg, s a kutatók véleményét az első szerzett benyomások

alapvetően befolyásolták. Kerner a Duna–Tisza közén ismerte meg az Alföldet, és annak flóráját – helyesen – pontusi rokonságúnak találta, míg Rapais és Soó a Nyírség példájából kiindulva az Alföldet erdősnek, illetve az orosz erdőssztyepp folytatásának látta. Természetesnek kell tekintenünk, hogy a délről északra irányuló flórainvázió az Alföld flóráját is többször kicserélte és átrendezte, mindig perifériára szorítva az előző korszak vegetációját. Még a mára csak elenyésző töredékekben feltalálható vegetációs maradványokból is rekonstruálható, hogy a preboreális kor növényzetének maradványai a Gödöllői-dombságon a Heves–Borsodi-síkon, a Nyírségben és az Északi-Alföldön maradtak meg. A posztglaciális sztyeppkor pusztai növényei a perifériális löszterületekre, a Mezőföldre, a Békés–Csanádi-löszhátra és az erdélyi Mezőségekre húzódtak vissza. A posztglaciális melegkor növényei pedig legjobban a Duna–Tisza közén, a Dél-Alföldön és a Delibáton maradtak meg.



15. ábra

Az Alföld tájai a posztglaciális különböző korainak növényvilágát őrzik, míg az Ösmátra valamennyiét egyesíti.

7. A Középhegység a posztglaciális melegkor reliktumainak megőrzője

A magyar növényföldrajzi irodalom mindeddig nem gondolt a posztglaciális melegkor reliktumaira. Tankönyveink idevágó szövegei befejeződnek a mogyorókor sztyeppreliktumainak, a bókoló zsálya, a volgai hérics stb. felsorolásával. Pedig egy a mainál 5 C-fokkal melegebb éghajlat két és fél ezer éves időszaka alatt, amikor olyan örökzöldek éltek pollentermelő tömegben az ország területén, mint az örökzöld *Ilex*, jelentős tömegben kellett a Kárpát-medencében más melegkori reliktumoknak is élniük. Meggyőződésem, hogy a Középhegységben elszigetelten előforduló szubmediterrán fajok, amelyek ma az Alföld területéről hiányzanak, és csak a Delibláton vagy a Szávától délre fordulnak elő, melegkori reliktumoknak tekintendők, mint a keleti gyertyán, a magyar tölgy, a cserszömörce, a babérboroszlán és sok más faj, amelyek esetleges tömeges előfordulásuk ellenére is reliktumok, s amelyek növényföldrajzi és természetvédelmi megítélését át kell értékelnünk. Ez egyben azt is jelenti, hogy a Középhegység élőhelyeinek természetes állapotban való megőrzése az eddiginél sokkal nagyobb intézményi és társadalmi felelősséget igényel.

8. A közép-dunai flóraválasztó valójában flóralátalkozó

Zólyomi a közép-dunai flóraválasztó megfogalmazásakor nyilvánvalóan az Ős-Mátra két szárnya közti ökológiai különbségekre kívánta felhívni a figyelmet, és ténylegesen fennálló különbségeket regisztrált. Flóragenetikai szempontból nézve azonban a Duna-kanyar övezete egy nagy flóralátalkozó, ahol északkelet, délnyugat és délkelet növényvilága, vagyis a kárpáti, az illír és a pontusi flóra találkozik. Az északkeleti flóra a Visegrádi-hegységben lépi át a Dunát, a délnyugati flóra a Naszályon alakít ki hídfőállást, az Alföld pusztai flórája pedig a Budai-hegységet átszelő, harántirányú törésvonalakban (Pilisvörösvár, Pomáz) és a Duna völgyében hatol be a hegység területére. Ennek a szokatlanul nagy flórakeveredésnek eredménye a növényvilág szokatlanul nagy diverzitása, hogy az 550 m magas Budai-hegység nagyobb flóragazdaságot mondhat magáénak, mint a sokkal nagyobb kiterjedésű Bakony vagy a jóval magasabb Bükk. Ezt támasztják alá az intregresszió jelenségei, hogy a rokon fajok átfedő populációi közt számos

hibrid, mint pl. az *Achillea horánszkyi* vagy hibrideredetű, állandósult taxon keletkezik, különösen a róza (*Rosa*) és a berkenye (*Sorbus*) nemzetségben.

9. Az Ős-Fátra és az Ős-Mátra viszonya

Végül utolsó tézisként fel kell ismernünk a Borbás által megfogalmazott Ős-Fátra növényföldrajzi hatásának jelenlétét az Ős-Mátra területén, pontosabban az Északi-középhegységben. Ez a hatás annak következtében jön létre, hogy az Eperjes–Tokaji-érchegység és a Börzsöny–Mátra vonulat andezitje nem alkot folytonos láncot, mert északról két mészkőhegység nyúlik be közéjük, a Gömör–Tornai-karszt és a Bükk. Ez a két hegyvidék olyan déli származású, illír és szubmediterrán elemek szigetszerű előfordulását mutatja fel, amelyek az Északi-középhegység más tagjain nem fordulnak elő. Elég itt a kakasmandikó (*Erythronium dens-canis*), a farkasbogyó (*Scopolia carniolica*) vagy a cserszömörce előfordulását említenünk. Az Ős-Fátra hatását az mutatja, hogy ezek a déli elemek nem délről jutottak el ezekre a hegyekre az Alföld közvetítésével, hanem északról, az Északi-Kárpátok belső mészkővonulatának közvetítésével.

Köszönetmondás

Egy új elmélet kidolgozása nem lehetséges együtt gondolkodó vitapartnerek nélkül, akik képesek és hajlandók is beleélni magukat kutatótársuk nézetvilágába. Nekem ilyen konzulenseim voltak Fekete Gábor és Járainé Komlódi Magda, akik számos gondolattal és hasznos tanáccsal voltak segítségemre. Az előadás csiszolásában Kun András, Molnár Zsolt és Csiky János kritikai megjegyzéseiért kell köszönetet mondanom. A multimédiaanyag összeállítását megszerkesztését Horváth Ferencnek, Csete Sándornak, Farkas Ágnesnek és Szentpéteri Józsefnek köszönhetem.

Tanulság és üzenet

Egy új tudományos elmélet, amely a múltban alkotott helyett egy korszerűbbet kínál megfontolásra, nem elégedhet meg azzal, hogy egy elméletet fölcserélt egy másikkal. Kell, hogy legyen mondanivalója a jelenhez, és fogalmazzon meg teendőket a jövőre.

a) Tudományetika

Az elmondottaknak van egy tudományetikai üzenete, és pedig az, hogy mindig tisztelettel és megértéssel közelítsünk elődeink gondolataihoz, tudományos eredményeihez. Az Új Ős-Mátra-elmélet egyik legfontosabb erényének – ha van ilyen – az tekinthető, hogy az elődök valamennyi értékes gondolatát megtartotta, az új eredmények nem törölték el azokat, ellenkezőleg, ezek fényében új ragyogást, új értelmet kaptak.

Ezt azért tartom fontosnak, mert gyakran tapasztalom a fiatal kutatóknál, hogy egy új módszer birtokában, egy új műszer bővületében már csak azokat az eredményeket hajlandók figyelembe venni, amelyeket ugyanazzal a módszerrel, műszerrel értek el. Ez a felfogás beszűkíti a kutató látókörét, és azzal a veszéllyel jár, hogy költséges kutatásokkal sikerül olyan tudományos eredményekre jutni, amelyeneknek már elődeink is birtokában voltak.

b) Elméleti kutatások

Az Új Ős-Mátra-elmélet számos új kérdést vet fel, amelyeket érdemes kutatni. Ilyen a posztglaciális melegkor reliktumainak vizsgálata, számbavétele, vegetációtörténeti szerepének és természetvédelmi fontosságának kiderítése. A hegyre torlódás nemcsak a Középhegységben ment végbe, hanem hasonló folyamatnak kellett lezajlania az Északi-, a Keleti- és a Déli-Kárpátok előhegységeiben, valamint az erdélyi Mezőség peremén. Ennek vizsgálata a szomszédos országok botanikusaival közös kutatási program keretében valósulhat meg, és egészségesen járulhatna hozzá a nemzeti feszültségek enyhítéséhez.

Azt sem hagyhatjuk figyelmen kívül, hogy az Új Ős-Mátra-elmélet nem csupán botanikai, hanem egyetemes életföldrajzi eseményekre, ill. folyamatokra is vonatkozik, amelyeknek zoogeográfiai aspektusai jelentősen gazdagíthatják és továbbfejleszthetik azt.

c) Gyakorlati vonatkozások

Az elmélet hangsúlyozottan fel kívánja hívni a figyelmet a Középhegység kiemelkedő mértékű biodiverzitására és arra, hogy növény- és állatvilágunk gazdagsága megőrzendő nemzeti kincs.

Ezt a meggyőződésemet jelentősen megerősítette az a tapasztalat, hogy az Európai Unióhoz való csatlakozásunk természetvédelmi fejezetének tárgyalásakor láthattam, a három, csatlakozásra esélyes Kárpát-medencei ország, Szlovákia, Magyarország és Szlovénia, természetes élőhelyekben és védendő élővilágban olyan nagyszámú újdonsággal járul hozzá az Unió természeti gazdagságához, amely szinte szétfeszíti az addig kialakított kere-

teket. Ugyanakkor vannak olyan uniós tagországok, ahol már két évtizede nincs terepbiológiai kutatás, mert elfogytak a természetes élőhelyek.

Megújítható természeti gazdagságunkkal tehát úgy kell gazdálkodnunk, hogy az hosszú távon gyümölcsözően fenntartható legyen, és felül kell vizsgálnunk azokat a gazdálkodási gyakorlatokat, amelyek azt veszélyeztetik.

Így például meg kell szüntetni a kopárfásítási programokat, amelyek legértékesebb termőhelyeinket teszik tönkre, miközben értéktelen faanyagot produkálnak.

Felül kell vizsgálni a homokfásítási programokat, és meg kell szüntetni azokat az ültetvényeket, amelyeknek faanyaga még a kitermelés költségeit sem fedezi.

Erdőgazdálkodásunkban egyfajta önelégültség vált uralkodóvá az utóbbi évtizedekben, s ez sem a kutatás, sem a gazdálkodás területén nem előnyös. A Magyar Tudományban tanulmány jelent meg, amely a hazai erdőgazdaság teljesítményét sikertörténetnek nevezte, mondván, hogy az ország erdősültségét 13-ról 19%-ra sikerült növelni. Ha azonban azt tekintem, hogy az ország 19%-os erdősültségéből csak 6% az erdő, és 13% az ültetvény, akkor ez az én szememben szégyen, amit lehet sikerként értékelni, de ez attól még szégyen marad.

Az erdőtörvényt megelőző munkálatok óta hangsúlyozom, hogy az erdőszet csak akkor lesz képes a társadalmi és a gazdasági elvárásoknak is eleget tenni, ha az erdőgazdálkodást, az ültetvénygazdálkodást és a vadgazdálkodást mint három különböző termelési ágat különválasztják, mert ezek mind céljukat, mind módszereiket, mind gazdasági mutatóikat tekintve különböznek egymástól.

Tudomásul kell vennünk, hogy a hűvös-nedves éghajlatú Nyugat-Európában a fatermesztés gazdaságosabb, mint a mi száraz-meleg éghajlatunk alatt, ezért ebben a tekintetben nem leszünk versenyképesek. Természetes élőhelyeink iránt viszont egyre növekvő érdeklődésre számíthatunk. Erdőink életéből sokkal hosszabb ideig húzhatunk hasznot, mint kivágásukból.

Ma természethiányban szenved az európai kontinens lakosságának túlnyomó része. A természet iránti igényt az ökoturizmus mint iparág robbanásszerű fejlesztésével fogják kielégíteni. Magyarországnak a biodiverzitása és az Európai Unió országaitól eltérő életföldrajzi karaktere ebben az iparágban jó esélyeket biztosíthat. Ehhez azonban a hazai természetvédelemnek ki kell lépnie eddigi passzív, görcsösen a megőrzésre koncentráló magatartásából. Tudatosulnia kell a társadalomban és a döntéshozókban, hogy amíg a környezetvédelem örökös adó, amely főleg az okozott károk kijávitását célozza, addig a természetvédelem jelentős termelő ágazattá fejleszt-

hető egy aktív természetvédelmi stratégia segítségével. Ehhez a hazai természetvédelmet meg kell erősíteni, és alkalmassá kell tenni a nemzetközi ökoturizmus fogadására. Ez nem azt jelenti, hogy minden két fa közé egy hotelt és vendéglőt építsünk, hanem azt, hogy nemzeti parkjaink tudományos és szakmai felkészültségét, őrszolgálatát, karbantartó személyzetét, idegenvezetői gárdáját mind létszámban, mind minőségben a megfelelő szintre emeljük. Az Ős-Mátrának ez az üzenete.

Egyszer egy országgyűlésen Széchenyi István azt mondta: „Szeretném hinni, hogy Magyarország nem volt, hanem lesz.” Én annak a reményemnek szeretnék hangot adni, hogy magyar természetkutatás és természetvédelem nem volt, hanem lesz.

Irodalom

- Andersen, S. T. (1961): Vegetation and its environment in Denmark in the early Weichselian glacial. *Danm. Geol. Unders. II. R.*, No. 75: 1–175.
- Baksay, L. (1970): A *Dianthi fimbriati* szekció hazai fajai. *Bot. Közlem.*, 57: 215–216.
- Borbás, V. (1900): A Balaton tavának és partmellékének növényföldrajza és edényes növényzete. *A Balaton Tud. Tanulm. Eredm.*, II/2., 1–432.
- Borhidi, A. (1961): Klimadiagramme und klimazonale Karte Ungarns. *Ann. Univ. Budapest, Sect. Biol.*, 4: 21–50.
- Borhidi, A. (1968): Karyological studies on southeast-European plant species I. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, 14: 253–260.
- Borhidi, A. (1988): Efectos de la roca serpentina en la adaptación y evolución de la flora y vegetación tropical en Cuba. *Acta Bot. Hung.*, 34: 123–174.
- Borhidi, A. (1991a): *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 858 pp. + 16 colour tables + 1 map
- Borhidi, A. (1991b): Species diversity in Rubiaceae with respect to the Usambara rain forests. In I. Hedberg–E. Persson (eds.): *Research for conservation of Tanzanian catchment forests*. Proc. Workshop, Tanzania, Morogoro, 13–17 March. 1989. Uppsala Univ. 61–64.
- Borhidi A. (1995): *A zárvatermők fejlődéstörténeti rendszertana*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, 484 pp.
- Borhidi, A. (1997): Gondolatok és kételyek: Az Ősmátra-elmélet. (Thoughts and doubts: The Ősmátra-Theory). *Studia Phytologica Jubilana*, Pécs, 161–188.
- Borhidi A. (1998): Kerner és az Alföld növényföldrajza mai szemmel. *Kanitzia*, 6: 7–16.
- Borhidi A. (2004): Kerner és Rapaics szellemi örökségének tükröződése Magyarország növényföldrajzának mai megítélésében, különös tekintettel az Ősmátra-elméletre. *Tilia*, 12: 199–226.
- Borhidi A.–Sánta I. (szerk.) (1999): *Vöröskönyv Magyarország növénytársulásairól*. I–II. Természetbúvár Kiadv., KÖM. Budapest, 759 pp.

- Boros Á. (1926): Szemle: „Soó: Die Entstehung der ungarischen Puszta.” *Föld és Ember*, 6: 226–227.
- Boros Á. (1929): A Nyírség flórája és növényföldrajza (Rövid kivonat). *Math. Term.-tud. Ért.*, 46: 48–59.
- Boros Á. (1958): A magyar puszta növényzetének származása. *Földr. Ért.*, 7: 33–52.
- Degen, Á. (1920): Rapaics Raymund: Der pflanzengeographische Charakter des Ungarischen Tieflandes. – Literaturübersicht. *Bot. Közlem.*, 19: 18–20.
- Gáyer Gy. (1920): Az Alföld növényföldrajzi jelleme. Könyvismertetés. *Term. Tud. Közl.*, 763–766: 155–157.
- Gross, H. (1958): Die bisherigen Ergebnisse von C14-Messungen und paläontologischen Untersuchungen für die Gliederung und Chronologie des Jungpleistozäns in Mitteleuropa und Nachbargebieten. *Eiszeitalter und Gegenwart*, 9: 155–187.
- Jalas, J., Suominen, J. et R. Lampinen (1996): *Atlas Florae Europaeae*. Vol. 11. Helsinki, 310 pp.
- Járai-Komlódi, M. (1968): The late glacial and holocene flora of the Hungarian Great Plain. *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.*, 9–10: 199–225.
- Járai-Komlódi M. (1969): Adatok az Alföld negyedkori klíma- és vegetáció-történetéhez. II. *Bot. Közlem.*, 56: 43–55.
- Járai-Komlódi, M. (1987): Postglacial climate and vegetation history in Hungary. In Pécsi, M. and Kordos, L. (eds.): *Holocene Environment in Hungary*. Geol. Res. Inst. Hung. Acad. Sci. Budapest, 37–47.
- Kerner, A. (1863): *Das Pflanzenleben der Donauländer*. Innsbruck, 1–348.
- Kordos, L. et Járai-Komlódi, M. (1988): Az elmúlt tízezer év klímaváltozásai Közép-Európában. *Időjárás*, 92: 96–100.
- Kruckeberg, A. R. (1954): The ecology of the serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology*, 35: 251–258.
- Rapaics R. (1916): Borbás Vince emlékezete. *Magy. Bot. Lapok*, 15: 169–208.
- Rapaics R. (1918): Az Alföld növényföldrajzi jelleme. *Erd. Kísérlet*, 20: 1–164.
- Salo, J., Kalliola, R., Hakkinen, Y., Makinen, P., Niemala, M., Puhakka, M. and Coley, P. (1986): River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, 322: 254–258.
- Simon T.–Tölgyesi Gy. (1968): Különböző termőhelyű *Potentilla arenaria* Borkh. populációk és talajaik makro- és mikroelemtartalmának összehasonlító vizsgálata. *Bot. Közlem.*, 55: 267–272.
- Soó, R. (1926): Die Entstehung der ungarischen Puszta. *Ung. Jahrb.*, 6: 258–276.
- Soó R. (1931): A magyar puszta fejlődéstörténetének problémája. *Földr. Közlem.*, 59: 1–17.
- Soó R. (1950): A korszerű növényföldrajz kialakulása és mai helyzete Magyarországon. *Ann. Biol. Univ. Debrecen*, 1: 4–26.
- Soó R. (1959): Az Alföld növényzete kialakulásának mai megítélése és vitás kérdései. *Földr. Ért.*, 8: 1–26.
- Soó R. (1962): *Növényföldrajz*. Tankönyvkiadó, Budapest, 160 pp.

- Vierhapper, F. in Kerner, A. (1929): *Pflanzenleben der Donauländer*. 2. Aufl. Wien
- Webb III, Th., Street-Perrott, F. A. and Kutzbach, J. E. (1987): Late quaternary paleoclimatic data and climate models. *Episodes*, 10: 4–6.
- Wendelberger, G. (1954): Steppen, Trockenrasen und Wälder des pannonischen Raumes. *Angew. Pflanzensoz. Festschr. Aichinger*, 1: 573–634.
- Whittaker, R. H. (1954): The vegetation response to serpentine soils. *Ecology*, 35: 275–288.
- Zólyomi B. (1942): A közép-dunai flóraválasztó és a dolomitjelenség. *Bot. Közlem.*, 39: 209–231.
- Zólyomi B. (1958): Budapest és környékének természetes növénytakarója. In Pécsi M. (szerk.): *Budapest Természeti Képe*. 511–644.
- Zólyomi, B. (1980): Landwirtschaftliche Kultur und Wandlung der Vegetation in Holozän am Balaton. *Phytocoenologia*, 7: 121–126.
- Zólyomi, B. and Fekete, G. (1994): The Pannonian loess steppe: differentiation in space and time. *Abstracta Bot.*, 18: 29–41.

Csányi Vilmos

AZ MTA RENDES TAGJA

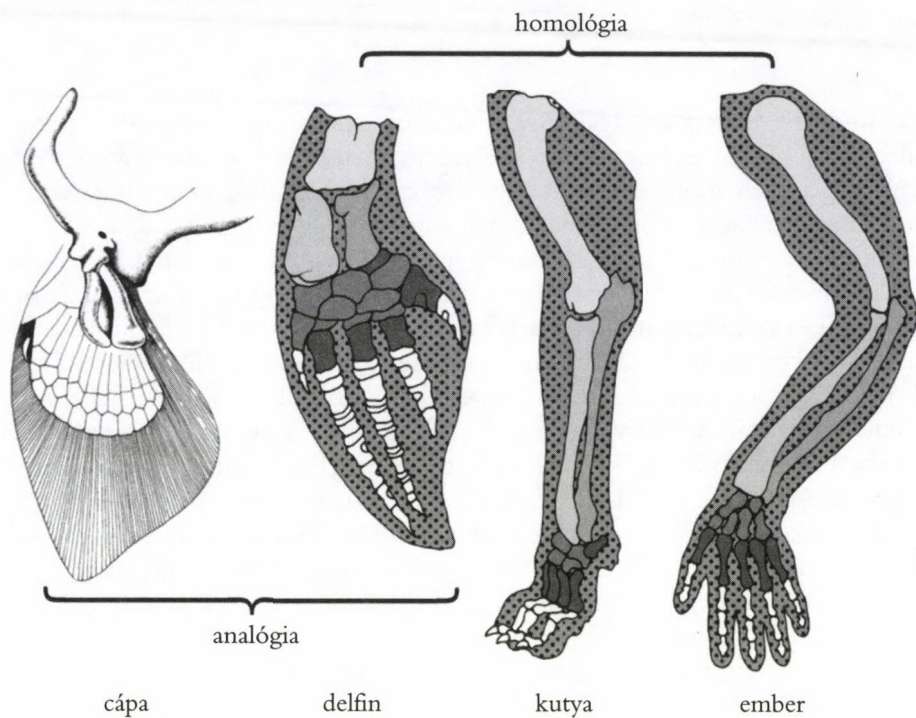
AZ EMBER ÉS A KUTYA VISELKEDÉSI ANALÓGIÁI

Elhangzott 2001. december 6-án

Az utóbbi években a kutyák viselkedésével kapcsolatosan végzett munkám alapja az a hipotézis, hogy a kutya jelenlegi környezete, valamint a korai, talán még a nyelv előtti ember környezete számos hasonlóságot mutat. Mindkét környezet szervezett emberi közösségekből áll, amelynek tagjai együttműködnek, kommunikálnak, és igyekeznek egymás mentális állapotát, valamint szociális akcióit megérteni. Feltételezem, hogy ez a környezet befolyásolta a szelekciót mind a korai ember evolúciós kialakulása, mind pedig a kutya háziásításának folyamatai során. Ha ez a hipotézis életképes, akkor a kutya tulajdonságainak vizsgálata modellként szolgálhat a korai emberi evolúció vizsgálatára is. Ha vizsgálataink megerősítik, hogy a kutya és az ember mutat bizonyos viselkedési analógiákat, akkor feltételezhetjük, hogy ennek egyes elemei nem véletlenül kerültek kapcsolatba egymással, hanem mögöttük valamilyen fontos viselkedésevolúciós mechanizmus húzódik. A kutyát figyeljük tehát, és az emberről, az emberi viselkedés kialakulásának korai fázisairól tudhatunk meg fontos dolgokat (Csányi–Miklósi, 1998).

A biológiában igen nagy jelentősége van az evolúciós *analógia* és *homológia* elméletének, amely ezeket a hasonlóságokat és különbségeket megfelelően kezelni képes (Riedl, 1978). Az evolúciós analógia és homológia is eredményezhet nagyon hasonló tulajdonságokat, de míg az analógia esetében a hasonlóságot kizárólag a környezeti feltételek azonossága eredmé-

nyezi, addig a homológ evolúciónál a két hasonló tulajdonságkomplex strukturálisan is közös eredetű. Így például a delfinek és a hozzájuk hasonlóan nagy testű halak uszonyai igen hasonlítanak egymásra. Ennek oka az, hogy mindkét képlet a vízben történő előrehaladást szolgálja, de a delfinek uszonyai bizonyíthatóan az emlőslábból fejlődtek ki, mert kb. 30 millió éve a delfinek ősei még a szárazföldön élő négy lábúak voltak, és a láb apró, elcsökevényesedett csontjai a delfinuszonyban ki is mutathatók. A halak uszonya azonban egészen más eredetű. Tehát a hal- és delfinuszony hasonlósága analógiát, míg az emlősláb és a delfinuszony funkcionális viszonya homológiát takar (1. ábra). A homológia-analógia fogalompáros segíti az etológusokat is abban, hogy a különböző fajok viselkedésének összehasonlításából megfelelő következtetéseket vonjanak le. Ugyanakkor a homológiák megtévesztők is lehetnek, mert elfedik azokat a viselkedési mechanizmusokat, amelyek az evolúció során új kényszerek miatt jelentek meg.



1. ábra.

Anatómiai jegyek homológiái és analógiái

A korai emberi viselkedés rekonstrukciós próbálkozásainál általában a közeli rokonok, az emberszabású majmok, legfőképpen a csimpánz és a bonobó viselkedéséből igyekeznek levezetni az emberi evolúció egyes fontos lépéseit. Ez a kutatási irány tehát a viselkedési *homológiákkal* operál, amelyeknek természetesen nagyon fontos szerepe lehet az effajta rekonstrukcióban (Tomasello–Call, 1997; Csányi, 1999).

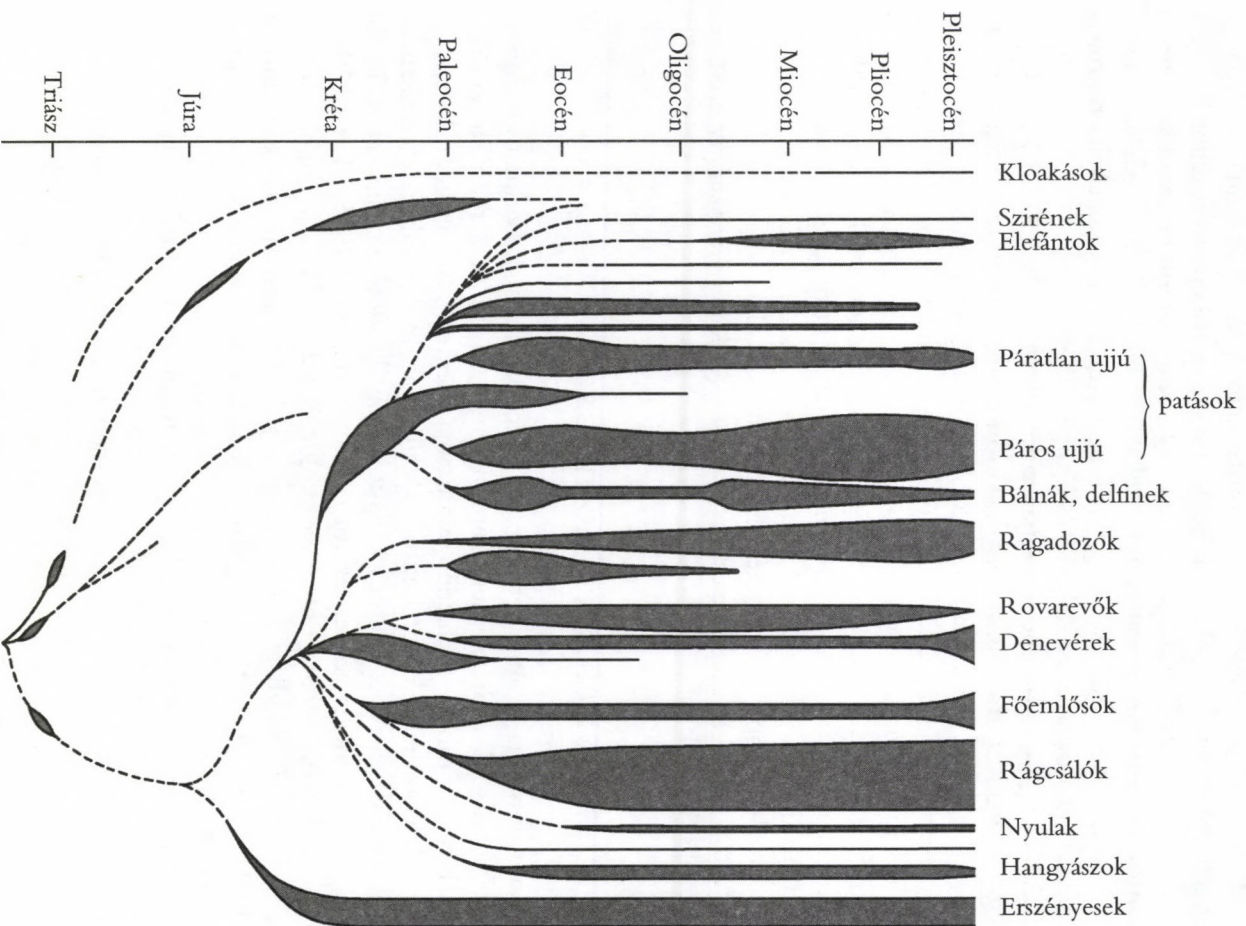
Az *analógiák* sokkal pontosabban tükrözik az evolúciós kényszerek jellegzetességeit, mint a homológiák, különösen, ha olyan távoli fajokról van szó, mint a kutya és az ember. A 2. ábrán egy egyszerűsített törzsfán látható a ragadozók és a primáták evolúciós kapcsolata a közös ős, a különböző emlősfajok szétágazása egészen korai szakaszán található. Ha a kutyában a humán viselkedéskomplexum lényeges komponenseit ki lehet mutatni, akkor az itt is adott, szerényebb mértékű emlős-homológiák leszámításával tisztábban láthatjuk azokat a funkcionálisan összetartozó mechanizmusokat, amelyek éppen az emberélelmód miatt alakultak ki az evolúció során.

A következő fejezetekben ennek a munkának néhány szerény eredményéről számolok be.

A humán viselkedési komplex

Az antropológia, a humánetológia, a pszichológia és az evolúciós tudományok segítségével lehet megkísérelni annak az útnak a rekonstrukcióját, amelyet az emberi viselkedés evolúciója megtett attól az időtől kezdve, hogy legközelebbi rokonainktól, a csimpánzoktól elváltunk, egészen az emberi civilizáció és kultúra kialakulásának kezdetéig, vagyis körülbelül negyven-ötvenezer évvel ezelőtti időkig (Csányi, 1979, 1980, 1989, 1992a, 1992b, 1992c). Ebben az evolúciós folyamatban az ember új, fajspecifikus, az állatvilágban kizárólag rá jellemző, genetikailag determinált viselkedési jegyekre tett szert, amelyek alapvetően meghatározzák szociális magatartását.

Legközelebbi állatrokonaink a csimpánzok és a bonobók vagy törpecsimpánzok. A bonobók mintegy kétmillió év óta különültek el a csimpánzoktól. Az ember és a csimpánz genetikai anyagának mindössze egy százaléka különböző. A csimpánzzal közös ősünk, majd e fajtól elválva a közös ős további leszármazottai szociálisan magasan fejlett állatok voltak. Laza csoportokban éltek, nagy területeket foglaltak, ivadékaikat sokáig gondozták. A laza csoportszerkezet, amely a csimpánzra is jellemző, lényegében azt jelenti, hogy mindenki önállóan keresi táplálékát, a táplálékfor-



2. ábra.
Egyszenűstett törzsfő

rásokért versengenek, ennek megfelelően meglehetősen agresszívek, de a terület megtartása, prédaszerzés vagy esetenként a ragadozók elleni védekezés céljából kisebb közös akciókra is képesek, és ekkor elviselik egymás közelségét. A közös tevékenység mindenesetre csupán egészen kis részét teszi ki napi elfoglaltságaiknak. Egyedül alszanak, és igyekeznek egyedül táplálkozni. Más a helyzet az anya-kölyök kapcsolattal, amely szoros és több évig folyamatos: az anya megosztja táplálékát, hálóhelyét kölykével.

A csimpánzoktól mintegy 6-7 millió éve elvált *homo*-vonalak morfológiai és viselkedési evolúciójáról elég sokat tudunk, tudjuk, hogy mintegy három és fél millió éve már bizonyosan két lábon járó, zárt, kisebb, 100–150 fős csoportokban élő, eszközhasználó lények voltak. További evolúciójuk során jelent meg a nyelvi kompetencia és a kultúra kialakítására való készség.

Bizonyosak vagyunk abban, hogy az ember biológiai alapú viselkedési tulajdonságai egy koevolúciós folyamatban jelentek meg, amelyben folyamatos kölcsönhatás volt a fejlődő kultúra és az éppen adott, de változékony biológiai alapok, a gének között. Más szavakkal: a legcsekélyebb kultúra megjelenése után a további genetikai változást már a kulturális környezet szelekciós nyomása alakítja. Amint megjelentek a kultúra kialakítására alkalmas tulajdonságok, akár protoformában is, amint létrehoztak valamiféle kulturális struktúrát, azonnal megváltozott az a környezet, amelyben ez a genetikai változás megmérettetett (Donald, 1991). A kultúrára való képesség egyre hatékonyabban változtatja meg az eredeti biológiai környezetet, alapvetően meghatározva ezzel a szelekció irányát.

Nagyon jól felismerhető a gének és a kultúra kölcsönhatása, ha szemügyre vesszük, hogy ebben a hosszú, minden valószínűség szerint több millió évig tartó folyamatban milyen fajspecifikus biológiai tulajdonságcsoportok alakultak ki az embernél (Csányi, 1992b, 1996).

Fajspecifikus emberi viselkedési jegyek

Csoportviselkedés:

Individuális csoportok

Dependencia, kontaktustartás

Csökkentett, szabályozott belső agresszió

Csoportthűség és idegengyűlölet

Státus- és szabálydominancia

A szexualitás hármas funkciója, párkötődés
 Szülői gondoskodás
 Szocializáció

Szinkronizáció:

Empátia: érzelmi szinkronizáció
 Hipnózis: vezérelt szinkronizáció
 Ritmus, ének, zene, tánc: érzelmi és viselkedésszinkronizáció
 Imitáció: spontán viselkedésszinkronizáció
 Nevelés, tanítás, fegyelmezés
 Szabálykövetés
 Rítusok használata

Konstrukciós képesség:

Mimika (kb. 250 üzenet)
 Mimézis (belső ingerek által idézett memória), motoros koncepciók
 Nyelvhasználat
 Beszélt nyelv: nyitott kommunikáció
 Megnevezés, leírás, nyelvi konstrukciók
 Tárgyak konstrukciója
 Tárgyhasználat és -készítés:
 absztrakciók objektivációja
 logikai organizáció, gépek, technológia
 Akciók konstrukciója
 egyedi és csoportakciók
 komplementer kooperáció
 akcióterv – idea – logikai organizációk
 Szociális konstrukciók
 rokonsági rendszerek, szociális funkciók, szociális és politikai intézmények, vallások

A tulajdonságok komplexének egyik összetevője a *csoportélet* körül alakult ki. A csoportban élő állatoknál a csoport méreteit alapvetően meghatározza a környezetben található erőforrások szerkezete. A csoport méretének felső határát az a feltétel adja, hogy a csoportnak egyetlen nap alatt kell

minden tagja számára megtalálnia a szükséges mennyiségű táplálékot. Az alsó méretét egyrészt a csoport védelmi lehetőségei határozzák meg, tehát az, hogy milyen ragadozók veszélyeztetik, és hogyan tud ellenük védekezni, másrészt pedig az egyes egyedek közötti versengés mértéke a csoporton belül. Jellemző példa a páviánok és a csimpánzok csoportszerkezete. A páviánok kisebb termetük miatt kevesebb energiát igényelnek, de éppen kis termetük miatt nagyobb az őket fenyegető predációs veszély, tehát csoportjaik viszonylag nagyobb, 60–80-as vagy még nagyobb létszámúak. A csoporttagok közötti versengés nagy, ezért a csoportok a táplálkozás során amennyire lehet, széthúzódnak, de fenyegetettség esetén összetömörülnek. A csimpánzok nagy termetűek, több táplálékot igényelnek, de a fák ágai között igazán kevés ellenség veszélyezteti őket, ezért sokkal lazább és kisebb méretű csoportokat képeznek, amelyek a napnak csak kis részében, rendszerint a táplálkozás első periódusa után tömörülnek össze különböző szociális aktivitásokra. Az önálló táplálékszerzés igénye, a csoporton belüli viszonylag magas agresszió és az alacsony fenyegetettség kis csoportméretet határoz meg. A páviánoknak nincsen állandó letelepedési helyük, mert nagy területet kell bejárniuk a nagy létszámú csoport ellátása érdekében. A csimpánzoknak is nagy területre van szükségük, mert jóval nagyobb termetűek, és több táplálékra van szükségük. A területet a hímek képesek aktívan megvédeni, de a nagy területen belül senkinek nincs állandó helye, az egyedek minden éjszakát egyedül és máshol töltenek.

Az ember esetében az evolúció során a csoportméret feltűnően megnő. A kulturális evolúció kezdeti szakaszában, a csoporttársadalmak kialakulása idején 100–150-re teszik a csoportok létszámát (Dunbar, 1996). Bizonyítható még az is, hogy a csoport viszonylag állandó letelepedési hellyel rendelkezett, mert az emberszabású majmok közül egyedül az embernek van fajspecifikus, tehát saját bolhája, márpedig a bolha csak azokon a fajokon tud megtelepedni, amelyek egyedei legalább két hétig ugyanazon a helyen alszanak, mert petéit nem a gazdára, hanem annak fekhelyére rakja. A csoportméret növekedése és az állandó letelepedési hely kialakulása egy sor feltétel alá van rendelve, és meghatározott következményekkel jár.

Az első és legfontosabb feltétel, hogy szoros csoportszerkezet csak akkor alakulhat ki, ha a csoporton belül az agresszió visszaszorul, minimalizálódik, mert a magas agressziós szint szétteríti a csoportot. Az ember őseinek el kellett viselniük egymás fizikai közelségét, ki kellett küszöbölniük mindazokat a konfliktusforrásokat, amelyek a rokon fajoknál magas agressziós szinthez vezettek. A legfontosabb a táplálékelosztással és a szexualitással kapcsolatos agresszió. Rokonaitól eltérően az ember hajlandó a táplál-

lékmegosztásra. Ezt számtalan csimpánzzal, gorillával, embergyerekkel végzett kísérlet és megfigyelés bizonyítja. Fajunk, hasonlóan a legfejlettebb szociális ragadozókhoz, mint amilyenek például a kutyafélék, képes a közös táplálékszerzés és -elosztás együttműködő viselkedésére. A táplálék-megosztást az is kikényszeríthette, hogy a nagyobb csoport letelepedése mindig azzal jár, hogy a szálláshely közvetlen körzetében az erőforrások megritkulnak. Ha tehát nagyobb számú egyedet kell ellátni, akkor valamilyen munkamegosztásnak kell kifejlődnie, és a táplálékszerzésben nem kell mindig mindenkinek egyszerre részt vennie. Tovább növelte a munkamegosztás igényét az, hogy a táplálék-megosztás elemi formái és a letelepedés kedvező körülményeket teremtett az ivadékgondozási periódus és a szocializációs idő meghosszabítására. Természetesen lehet fordítva is érvelni. Lehet, hogy épp az ivadék megnövekedett gondozási igénye vezetett a táplálék-megosztáshoz. Az evolúciós logika sohasem lineáris, hanem körkörös, és mindkét érvelés külön-külön is és együtt is elfogadható. A csoporton belüli agresszió csökkenése mindenestre együtt járt a csoportok közötti agresszió növekedésével, az idegengyűlölet kifejlődésével. Ennek nyomai már a kezdetleges csimpánzcsoportokban is megfigyelhetők.

A szoros csoportszerkezet kialakulásának második feltétele a szexuális rivalizáció csökkenése, mert ha ez magas marad, akkor az állandó konfliktusok szétzilálják a csoportot, valamint nem teszik lehetővé a munkamegosztást, a kis, vadászó hím alcsoportok ideiglenes távollétét. Ez a probléma a majom rokonainknál szokásos poligámia visszaszorulásával, a monogámia és a párkötődés kialakulásával oldódott meg, amit a szexualitás funkcióváltozása tett lehetővé.

Az emberi szexualitás az utódok létrehozásán kívül párkötő és örömszerző funkciót is felvett (Csányi, 1999). Ez már a bonobóknál megfigyelhető, akik a csimpánzoktól eltérően zártabb csoportokat alkotnak, a csoport alapvetően a nőstények összetartására épül, kisebb a hímek agressziós hajlandósága, és igen nagyfokú a párosodási hajlandóság. Ellentétben a csimpánzzal, a bonobó nőstények ösztrozon kívül is hajlandóak párosodni, bár az ilyen utódhoz nem vezető párosodásért igen sokat kell nekik udvarolni, és valamilyen „ajándékot”, rendszerint táplálékot kell adni. A bonobóknál a szex a stressz feloldásának egy eszköze, játékos, örömszerző tevékenység. Mindkét nemnél igen gyakori a homoszexualitás és a fiatalokkal kapcsolatos szexuális aktivitás is (Waal-Lanting, 1997).

Ez az örömszerző funkció az embernél a szexuálpszichológia tanúsága szerint együtt járt a párkötődés kialakulásával is. Az emberi szexualitás erősíti a párkapcsolatot, létrehozza azt a hosszabb-rövidebb ideig tartó mono-

gám viszonyt, amely lehetővé teszi a szexuális versengés minimalizálását. A vadászó, kalandozó csapat hímjei, férfijai többé-kevésbé biztosak lehetnek abban, hogy párjuk kötődik hozzájuk, és genetikai érdekeik, legalábbis statisztikai átlagban, ritkán kerülnek veszélybe.

Az emberi csoportokra jellemző még egy teljesen új tulajdonság: az ember *hűséges* a csoportjához. A csoportban élő állatoknak a csoporttal való kapcsolatait egyértelműen az egyes egyedekhez fűződő kapcsolatuk határozza meg. Az állati elme eddigi ismereteink szerint képtelen a csoportot úgy elképzelni, mint valamilyen, a konkrét tagjaitól független entitást. Nos, az emberi elme absztrakciós képessége éppen ezt teszi lehetővé. Az emberi csoportok mint önálló, absztrakt létezők jelennek meg az ember számára mint tőle látszólag független szociális konstrukciók. Az emberi motivációs rendszerek új tulajdonsága az a feltétlen lojalitás, hűség, amely a csoporthoz történt tökéletes szocializáció esetén a csoport tagjaiban kialakul. Előfordul, hogy az ember életét áldozza csoportjáért, saját hátrányára nyújt jelentős segítséget csoportja tagjainak, ha ez szükséges – csupa olyan tulajdonság, amely ismeretlen az állatvilágban. Az állatoknál a szülők segíthetik utódaikat, a hímek készek megvédeni nőstényeiket, de mindez jól kiszámítható genetikai érdekek szolgálatában áll, és meglehetősen korlátozott. Az embernél a genetikai érdek mellett megjelenik az absztrakt csoportentitás iránti feltétlen hűség is, és viselkedésbiológiánk meghatározó jegye lesz.

Az új tulajdonságok másik csoportjába olyan látszólag különböző tulajdonságok tartoznak, mint a nyelvhasználat, a tárgykészítés és tárgyhasználat, valamint az absztrakt gondolkodás. Ezek azonban mind visszavezethetők egyfajta nyitott konstrukciós képességre, amely az állatvilágban az ember előtt csak protoformákban létezett. Az állati kommunikáció nem gondolatok közlésére szolgáló rendszer, hanem belső állapotok összehangolására szolgáló fiziológiai szabályozómechanizmus. Az agresszív vagy az udvarló állat kommunikációs jele azt a funkcionális célt szolgálja, hogy belső állapotát társai saját belső állapotukkal összevethessék, és az összevetés eredménye valamilyen, a túlélés szempontjából hasznos tevékenység legyen. A fenyegető állat információkat közöl erejéről, motivációjáról. Társa az információt megfelelően értelmezve elmenekül, vagy megadja magát, így elkerül egy számára valószínűleg kilátástalan és energiavesztéssel járó harcot. Az udvarló hím jelzései szintén belső állapotáról szólnak. Párja akkor reagál az udvarló szándék elfogadásával, ha fiziológiailag ő is készen áll az utódok nemzésére, fölösleges idő- és energiapocsékolástól kímélve meg így egymást. Az állati kommunikáció 15–25 különböző, genetikailag pontosan meghatáro-

zott üzenete mind hasonló célokat szolgál, és az információátadás szempontjából teljesen zárt rendszernek tekinthető (Csányi, 1994).

Az emberi nyelv funkciója ettől teljesen eltérő. Nemcsak érzelmi állapotokra vonatkozó üzenetváltás, hanem gondolati reperezenciák cseréjére alkalmas médium is, amellyel jelent, múltat, jövőt, szándékot, tervet, elképzelést, alternatívákat lehet egy teljesen nyitott és elvileg végtelen számú üzenetet alkalmazó rendszerben megjeleníteni. Alkalmas arra, hogy a környezetben, beleértve a nyelvet használó csoportot is mint környezetet, előforduló jelenségek, tárgyak, akciók és aktorok nyelvi reprezentációt nyerve, új struktúrákban új kombinációkban, a valóság *rekonstrukcióiként* jelenjen meg. Ezáltal egy absztrakt, virtuális realitás jön létre, amelyben az objektumok – legyenek azok tárgyak vagy személyek, valóság vagy képzeltek reprezentációi – tulajdonságait a nyelvet használó adományozza. A nyelvi objektumok viselkedése a nyelvhasználó kreatív képességének függvénye. A virtuális realitás kitágítja a beszélők cselekvési terét azáltal, hogy a képzelt objektumok bármiféle formát és viselkedést fölvehetnek, ugyanakkor egyfajta korlátként is működik, mert az objektumok csak azokat a tulajdonságokat vehetik föl, amelyekkel megáldjuk őket. Így képes az emberi elme ideális rendszereket elképzelni és ezáltal pontot, egyenest, kört, síkot vagy a jó és rossz végleteit létrehozni. Lehetségessé válik a matematika feltalálása, és ugyancsak lehetséges lesz szellemvilágot elképzelni, démonokkal, tündérekkel, jóságos vagy haragvó istenekkel.

Az eszközkészítést, főként a szerszámok használatát és készítését sokáig úgy tekintették, mint az ember felsőbbrendűségének egyetlen és lényeges bizonyítékát. Azóta tudjuk, hogy számos állat használ tárgyakat, szerszámokat, és egyesek el is készítik azokat. Néhány éve egy összeszámlálás 80 állatfajról mutatott ki ilyen tulajdonságot (Mundinger, 1980). Az állati szerszámhasználat azonban rendkívül speciális. Egy-egy faj valamilyen meghatározott, konkrét célra használ eszközt. Képessége genetikailag adott, a tanulás legfeljebb kismértékben finomítja. Az ember esetében a tárgyak használata és készítése izomorf a nyelvi kompetenciával és az absztrakt gondolkodással. Ez is egyfajta nyitott rekonstrukciós képesség, melynek segítségével a tárgyaknak új, elgondolt formákat és tulajdonságokat adunk, működésüket logikai szabályrendszerekhez igazítjuk, gépeket, technológiákat teremtve ezáltal.

Az előbbi két tulajdonságcsoporthoz az alapja az emberi csoport aktivitásának, amely merőben más, mint az állatcsoportoké, és előzmények nélküli. Az ember meghatározó biológiai tulajdonsága az előbbieken vázolt konstrukciós készség, amely azonban nemcsak mint egyedi tulajdonság jelentke-

zik, hanem általában mint csoportaktivitás is. A szociálisan fejlett állatoknál is megfigyelhető csoportaktivitás, bizonyos fajta kooperáció (Dugatkin, 1997). A csimpánzok, kutyafélék például közösen vadásznak, azonban az állati kooperáció valamennyi formája nélkülözi a konstrukciós készséget. Az állati kooperáció korlátozott esetekben figyelhető meg, és döntően genetikai meghatározottságú, a tanulás, a közös tevékenység tanult formái legfeljebb finomítanak a kooperáció genetikailag rögzített mintázatain. Valójában az állati kooperáció eseteit vizsgálva megfigyelhető, hogy a kooperáció párhuzamos tevékenység, vagyis minden egyed ugyanazt a dolgot szeretné végezni, de ha többen vannak, akkor az adott helyzet és pozíció függvényében más-más konkrét feladatot látnak el, eltűrik egymás közelségét, és a már tevékenykedő társ mellett végzik a számukra lehetséges akciót.

Az emberi kooperáció ezzel szemben *komplementer jellegű*, ami azt jelenti, hogy a feladat kisebb részekre van felosztva, szerepek, tervek, változatok készülnek még a tevékenység megkezdése előtt, és a résztvevők ezeket a résztvevőket elosztják egymás között, tevékenységük tehát kiegészítő jellegű, valamilyen előre meghatározott, közös célt szolgál (Reynolds, 1993). Az emberi csoportok kooperációját az „individuais akcióterv” előzetes konstrukciója jellemzi, ez vezet a csoportok individualizációjához és a csoportselekcio mechanizmusához. Az individuais akcióterv nyelvi konstrukcio, elemei tanultak, tehát alapvetően különbözik az állati kooperáció alapjául szolgáló „genetikai akcióterv”-ektől. Jellemző rá az is, hogy az ember hajlandó az akciótterveket, később a komplexebb ideákat, a csoporton belüli rangsorban elhelyezni és a domináns akciótervnek éppenúgy alávetni magát, mint a domináns csoporttársnak.

Kétségbevonhatatlanul a konstrukciós képesség, a szoros csoportszervezet és a csoporthűség, a nyelv és az absztrakciós készség adja az individuelles akcióttervek végtelen gazdagságát, és ezek tették lehetővé a kulturális evolúció rendkívül gyors felfutását. Ezekhez a képességekhez társult egy sor olyan mechanizmus, amely szintén csak az embernél jelenik meg mint biológiai tulajdonság, és arra szolgál, hogy a csoport tagjainak aktivitását szinkronizálja. Hiába jelent volna meg a magas szintű konstrukciós készség az egyedekben, ha szinkronizáló mechanizmusok nem alakultak volna ki, a csoport képtelen lett volna egységes aktivitásra. Sokféle fiziológiai mechanizmust ismerünk, amelyek a szinkronizációt segítik. Ilyen az imitációs készség, az a tulajdonságunk, hogy megfigyelt magatartás-mintázatokat minden jutalom vagy serkentés nélkül hajlandók vagyunk utánozni. Az utóbbi időben nagy vita bontakozott ki az irodalomban arról, hogy egyáltalán ki lehet-e mutatni a fenti definíciónak megfelelő imitációt az állatoknál. Úgy tűnik, hogy

nem, még a majmoknál sem, mert az, amit közönségesen „majmolásnak” nevezünk, csupán valamilyen ok-okozati felismerése egy szituáció, egy tárgy és valamilyen kíváncsi hatás között. Az állatok képesek ilyen felismerésre. és a szükséges tevékenységet a próba-szerencse módszerével találják meg. A szigorú definíció szerinti imitáció az emberi kultúrákban általános.

Sokat vitatkoznak azon, hogy mi a biológiai funkciója a hipnabilitásnak, ami szintén fajspecifikus emberi tulajdonság. Minden valószínűség szerint ez is egyfajta vezérelt szinkronizáció, amelyben a vezető irányítja az akciót, de ő maga is vesz át mozgásmintázatokat, érzéseket a vezérelt alanyoktól (Bányai, 1992). Alkalmas eszébe lehet egy csoport szoros érzelmi és viselkedésszerű összehangolásának (Csányi, 2000b).

Az az emberi készség, hogy könnyen elfogadjunk valamilyen szabályrendszert, például a közösségi normákat, szintén a csoporttagok viselkedésének szinkronizációjához vezet. Az érzelmi szinkronizációnak is sokféle módja van, a ritmusokra, zenére, énekre, táncra képes és arra fogékony ember ezen tevékenységek során egyfajta elme- és viselkedés-szinkronizációban vesz részt.

Végül ki kell emelnünk a fentebb vázolt tulajdonságcsoportok kölcsönhatásának néhány különös következményét. A szoros csoportstruktúra, a konstrukciós aktivitás, a szinkronizációs készség egyfajta zárt visszacsatolási hurkot hoz létre. Az izolált csoport konstrukciós aktivitásának jó része magára a csoportra irányul, amelyet a szinkronizáció felerősít, és a csoporthűség és kísérőjelenségei tartósítanak, vagyis a csoport *önmagát konstruálja!* Ennek sokféle következménye van. Az egyik a különböző szabályrendszerek, normák és a nyelv felszíni struktúráinak kialakulása. Ahogyan a nyelvet tanuló gyermek képes a nyelvi környezetből extrahálni az adott nyelvi környezetre vonatkozó szabályrendszert (amelynek csupán tudományos modellje a nyelvészek által leírt nyelvtan), ugyanúgy képes az egyén egy csoport tagjainak interakcióiból valamiféle szabályrendszert felismerni és egyéb tulajdonságai miatt azt követni, megerősítve ezáltal a szabályrendszert magát. A nyelv, a rokonsági rendszerek, a rítusok, de a mindennapi gyakorlat is ilyen módon jelenik meg és rögzül a kultúrákban, hozzájárulva a már említett csoportindividualitáshoz.

Nagyon lényeges, már említettük, a szocializáció biológiai és kulturális folyamata, amelynek során, egy nagymértékben irreverzibilis folyamatban, az egyedi fejlődés során, a csoport tagja megtanulja nyelvét, csoportjának szokásait, kialakulnak biológiai alapú kötődései a csoport tagjaihoz, globális eszméhez, kialakul benne a csoport iránti feltétlen hűség. Ha az egyén egy optimális méretű izolált csoportba születik, és az emberi evolúció jó részében ez volt a

helyzet, a szocializáció tökéletes lesz. A csoportban a globális eszmék, a hűség, a közös akciók kérdéseiben nem alakulhat ki ellenvélemény, hiszen mindenki, a szülők, a rokonok, a csoport minden felnőtt tagja azonos nézetek, szokások hordozója. Ez a szocializációs folyamat rögzíti a csoport szerkezetét és magasabb struktúráit, a csoport csak generációk során változhat, egészen apró lépésekben, mert a nagy változásokat a szocializációs folyamat kizárja.

Ha az új biológiai tulajdonságokat az emberi individuum, az egyén és a csoport közötti viszony szempontjából vizsgáljuk, azt állapíthatjuk meg, hogy lényegében négy döntő változás történt:

Az *első*, hogy az emberi csoportokban *közös hiedelmek* alakulnak ki. Az ember elfogadja, kívánja, kritika nélkül hisz a csoport kulturális eszméiben, valamely mítoszban, vallásban, ideológiában, identitást kifejező kultúrában.

A *második* változás az, hogy az ember képes lesz a csoportjához tartozókkal *közös akciók* végzésére, magasrendű, kiegészítő kooeprációra abban a keretben, amelyet a kulturális eszmék meghatároznak.

A *harmadik* változás az első kettő szerves kiegészítője: a kulturális eszmék és a kulturálisan vezérelt akciók folyamatosan *közös konstrukciókat* hoznak létre a nyelvi, gondolati, szociális és az anyagi világban.

Végül a *negyedik* változás az, hogy az ember csoportjával szoros *érzelmi kötődést* alakít ki, és, eltérően az állatoktól, az ember hajlandó a csoport érdekében az egyéni és genetikai érdekeivel esetleg szöges ellentétben álló magatartásra, képes lesz akár önfeláldozásra is.

A fenti négy tulajdonság lényegében az ember különleges, veleszületett *rendszerszervező* képességének felel meg. Viselkedésbiológiai szempontból a rendszerszervező képesség az ember alapvető, nembeli tulajdonsága. Minden emberi kultúra emberek, tárgyak, viselkedésformák, eszmék bonyolult rendszere. A különböző komponenseket éppen a rendszerszervező tulajdonság organizálja és integrálja emberi kultúrává.

A humán viselkedési komplex teljesen kifejlett állapotában sok olyan elemet is tartalmaz, amely az ember-kutya viselkedési analógiák vizsgálata szempontjából kevésbé vagy különösen érdekes. A releváns komponenseket a következő lista tartalmazza:

Az emberi viselkedési komplex minimális komponensei:

Szociális vonzódás és szoros csoportszerkezet

Együttműködés

Csökkenett agresszió

Szociális megértés
Szociális tanulás
Szabálykövetés, rítus
Kommunikációs kényszer
jelek, rítusok, mímélés, nyelv

Ennek a *minimális komplexnek* az egyes elemei szoros összefüggésben vannak egymással, ez is indokolja megkülönböztetésüket. Így például a szoros csoportszerkezet és az ehhez szükséges erős szociális vonzódás csak olyan fajban alakulhat ki, amely nem túlságosan agresszív csoporttársaival szemben, ha a szoros csoportszerkezet már kialakult, akkor az egyed számára nagyon fontos lehet a szociális megértés, az, hogy felfogja, társai mire gondolnak, mit terveznek. Egy nagyobb létszámú, szorosan együtt tartózkodó csoport csak akkor maradhat fenn, ha képes közös élelemszerzésre, vagyis valamiféle kooperációra, és a megszerzett ételmet képes különösebb agresszió nélkül elosztani. Ugyancsak fontos az ilyen csoport számára az, hogy a csoport tagjainak motivációi, érzelmi állapotai egymással összhangban legyenek, ezt szolgálja az állatoknál ismeretlen empátia és szabálykövető viselkedés, valamint ezt szolgálják a különböző rítusok is. Az emberi nyelv valószínűleg relatíve későn kerül a komplexbe, mert számos olyan, kommunikációt szolgáló, de jóval egyszerűbb mechanizmus ismert, amely állatoknál nem található, mint például az arcjáték és a mímélés.

A farkas

Ha az ember és a kutya viselkedési analógiáit kívánjuk vizsgálni, feltétlenül szemügyre kell vennünk a farkas tulajdonságait, amely bizonyítottan a kutya egyetlen őse volt (Mech, 1970). A farkas a legintelligensebb húsevő. Agytérfogata 150–170 cm³ között van. Különleges értelmi képességeit társas életmódja igényli. A farkasfalka méretét sok tényező befolyásolja, a falkát sokszor csak két vagy három egyed alkotja, de az optimális méret 7–8-nak tűnik. A kisebb falka is gyakran kettéválk, majd újra egyesül. Gyakran látni egyedül vándorló farkasokat, amelyek legtöbbször idős vagy a falkából kivert állatok. A falka leglényegesebb összetevője egy szaporodó farkaspár, ezekhez csatlakoznak a kölykök és néhány, mindkét nembeli felnőtt. A farkaskölykök érése két évig tart, és elég nagy az elhullás. Sokan úgy gondolják, hogy a falkában a szaporodó páron kívüli felnőttek is ugyanannak a párnak idősebb kölykei. A falka elég határozottan üldözi el az idegen

egyedeket a területéről, de a szaporodás idején idegen felnőttek is bekerülhetnek a falkába, és ekkor távoznak el nagyobb számban a felnőttek is, vagy oszlik a falka több részre.

A falkák létszámuktól függően meglehetősen nagy területeken tartanak fenn maguknak majdnem kizárólagos territóriumot, amely akár 100–300 km² is lehet (Peters, 1979), és azt sok éven át megtartják. Ezen a területen belül meglehetősen sokat mozognak, de általában csak 5–6 kilométeres távolságot tesznek meg naponta, háromhetente mégis teljes területüket bejárják. A területen gyakran használt, meghatározott útvonalai vannak, továbbá az ellésekhez szükséges vacok, valamint különböző találkozóhelyek. Napi sétáik alkalmával a domináns egyedek szorgalmasan jelölik az útvonalakat, vizeletükkel, ürülékükkel, sőt kaparással, amelynek során a talpukon lévő illatmirigyek váladéka jelöli a talajt. A megfigyelők szerint egészen bizonyos a kognitív térkép használata, mert például gyakran alkalmaznak útlevegőségeket, rövidítéseket, ha valahova igyekeznek. A térkép kialakítása szagjelekből és a terep jellegzetességeiből adódik. Úgy tűnik, hogy a farkasok ugyanolyan elemekből – helyek, útvonalak, területhatár – építik fel az elmetérképüket, mint az emberek. Mozgásukat a prédaállatok tartózkodási helyei, valamilyen sikeres vadászatból maradt dög lelőhelye, a találkahelyek és a vacok elhelyezkedése szabja meg. A territórium kb. 1 km széles „határovezzettel” van körülvéve, amelyet a szomszédos falkával közösen használnak, de sohasem egyszerre. Ugyancsak a territórium határainak közelében közlekednek a magányos egyedek. Sokat vizsgálták a szomszédos falkák territoriális viselkedését. Megállapították, hogy minden falkának jól meghatározott területe van, de nem folytatnak rendszeres határellenőrzést, mint más szociális fajok, például a hiénák, mert a területek tulajdonjogát a szomszédok is elismerik. Ritkán előfordul, hogy rövid távolságra behatolnak a szomszédos területre, de némi vizsgálódás után a legrövidebb úton elhagyják azt. Korábbi falkák felbomlásával keletkezett újak barátságosak egymáshoz, átmeneti időre egyesülhetnek is.

A farkasfalka szaporodó, önfenntartó egység, amelyben az egyedek együttműködve, közösen szerzik a táplálékot, és közösen nevelik az új generációt, és ebben nemcsak a szülők, hanem szinte a falka minden tagja, de különösen a fiatalabb egyedek részt vesznek. A falka együttműködésének alapja a falkatagok egymáshoz való kötődése és egy kemény rangsor, amelynek egyes pozícióiért gyakran vetélkednek. Az együttműködés magas szociális intelligenciát, jelentős problémamegoldó képességet és képlékeny, a körülményekhez azonnal alkalmazkodni képes viselkedést igényel. A farkasban mindezek a képességek megvannak, és amíg az emberrel való

vetélkedésében alul nem maradt, élőhelyeinek uralkodó ragadozója volt (Mech, 1970).

A farkasfalka fennmaradásának legfontosabb viselkedésbeli feltétele a farkasok rendkívül szoros kötődése egymáshoz. A kötődésnek nincsen elfogadott meghatározása, általában a fajtársakhoz történő vonzódást értik rajta, ami a legkülönbözőbb viselkedésformákban megnyilvánulhat. A kötődés emocionális állapota egészen korai és rövid szocializációs periódusban alakul ki. A kölykök háromhetes korukban már nagyon erős és stabilis vonzódást fejlesztenek ki szüleik és más idősebb egyedek iránt. Ha ezektől elválasztják, stresszes állapotba kerülnek, és csak az újraegyesítés nyugtatja meg őket. Kötődés fogságban kutyákhoz, sőt emberhez is kialakulhat bennük, ez utóbbi akkor lesz a legerősebb, ha a kölyköt még szemének kinyílása előtt veszik el az anyától, és kizárólag ember gondozza. Természetes körülmények között a kölykök kb. a huszadik életnapjukon találkoznak a falka felnőtt tagjaival, ekkor a legerősebb a kötődési hajlandóságuk. Általában 8-10 hetes korukban hagyják el a vackukat, és ekkor a kötődési készség gyorsan csökken. Nemcsak felnőttekhez kötődnek, hanem igen erősen vonzódnak alomtársaikhoz is, hiszen a legtöbb időt velük töltik. Mire együtt járnak a falkával, kb. a hetedik élethónaptól már kevésbé képesek ismeretlen egyedekkel szociális kötődést kialakítani, pontosabban csak akkor, ha egészen hosszú együtttartózkodási idő áll rendelkezésükre. Ez pedig mesterséges kísérleti helyzeteken kívül esetleg abban az esetben jön létre, ha felnőtt állatot a szexuális vonzalom köti össze. Ez utóbbi esetben tartós kötődés is kialakulhat. Valószínűleg ez az oka, hogy a farkasoknál igen hosszú az udvarlási idő, sokszor egy évnél is több telik el a párok kialakulása és a szexuális kapcsolat között. A kialakult pár kötődése igen tartós, évekre szóló.

A falkatagok kötődése a legszorosabb a legerősebb hímhez, amelyet az etológusok alfának neveznek, és nőstényéhez, az alfa nőstényhez, majd sorban a többiekkel a rangsor szerint. Az alfa hím a nőstényéhez és a hímek közül a rangsorban utána következő béta hímhez kötődik a legjobban. A rangsor végén állók kötődése kisebb egymáshoz, viszont különösen barátságosak a kölykökkel, és még a felnőtt idegenekkel is megpróbálnak kapcsolatot felvenni.

A kötődési viselkedés része az is, hogy az alfa hím gondosan ápolja a kapcsolatot a falka minden tagjával. Mintegy a kötődés kiegészítő oldala az, hogy az alfa, de sokszor a többiek is azonnal megtámadják az esetleg felbukkanó, falkán kívüli egyedeket. Ugyanígy támadólag lépnek fel az emberrel szemben is a zárt helyen tartott, a gondozókat elfogadó farkasok is. A kötődés teszi lehetővé az együttes mozgást és a falka együttműködését a vadászat során.

A kötődésnek sokféle jól felismerhető viselkedési jegye van. Elsősorban a testi kontaktus különféle formái, a rangsorban alacsonyabb rangú esetén a játékos alárendelt viselkedés, de talán a legfontosabb az, hogy a felnőtt farkasok is mindig készek valamilyen játékra. Ha éppen nem vadásznak vagy pihennek, a falka legtöbb tagja valamilyen játékos viselkedéssel erősíti és néha formálja a kötődést.

A kötődés az alapja a falka együttműködésének, amely megnyilvánul az aznapi vadászat irányának megválasztásában, az alkalmas préda kijelölésében, de jól kifejeződik a préda elejtésében is. A falka a kiválasztott prédát körülveszi, és megfigyelhető, hogy minden egyed azonos távolságot igyekszik tartani két szomszédjától, majd rendszerint az alfa hím kezdeményezésével megindul a támadás, és a falka minden tagja fejlett, együttműködő vadásztelligenciával teszi a dolgát. A farkasfalka vadászata nagyon rendezett és hatékony.

A szoros kötődést ellensúlyozza a gyakori, heves agresszió, a rangsor előkelő helyeiért folytatott gyakori harc, valószínűleg ennek tudható be, hogy az egyedek közötti személyes távolság ugyan kicsi, de jól meghatározott, és alváskor is megmarad, megsérteni csak játékos, szubmisszív viselkedéssel lehet. A farkaskölyök négyhetes korától fogva külön alszik.

A farkasokra is jellemző az idegenektől való félelem, a *xenofóbia*. A farkaskölyök már három hónapos korában aggódik, ha idegen egyed jön a közelébe, öt hónapos korára pedig már kifejezetten fél az idegenektől. Ennek a félelemnek valószínűleg az a funkciója, hogy az egyedeket a számukra már jól ismert csoport közösségében megtartsa. Ha könnyen válthatnának csoportot, akkor folyton újra kéne tanulniuk az éppen adott csoport szokásait, rangsorát. Ez nagy és fölösleges energiárfordítást igényelne. A farkasok ezért csak nagyon ritkán váltanak csoportot, és új csoportba illeszkedésük hosszú és meglehetősen „kényelmetlen” folyamat.

Az agresszió sokféle funkciót tölt be a falkán belül. A legfontosabb ezek közül a rangsor kialakítása, ez szabja meg, hogy vitás esetben kinek lesz automatikusan elsőbbsége az erőforrások elosztásában. A farkasfalkában csak az alfák szaporodnak, ha az alfa hím már idősebb, akkor néha az alfa nőstény a béta hímmel is párosodik, de a szaporodási lehetőség mindenképpen a rangsor tetején lévő egyedek birtokában van, ennek a közvetlen következménye a kíméletlen harc a rangsorban való előbbre jutásért, amely egyed ezt valamiért nem teszi, nem lesznek utódai, tulajdonságai nem fognak nyomot hagyni a farkasok genetikai raktárában. A pozícióért folytatott állandó versengés ezért a farkasok falkán belüli viselkedésének legalapvetőbb jellemzője.

Rangsor nemcsak a felnőttek között észlelhető, hanem már a kölykök között is nagyon gyorsan kialakul. Az agresszió az eszköze a megszerzett pozíció időnkénti megerősítésének is. Az alfa nőstény agresszióval aktívan gátolja a falka többi nőstényének szexuális tevékenységét. Többször megfigyelték, hogy a felnőtt farkasok nemcsak a kölyköknek visznek haza húst, hanem a kölykök őrzésére hátramaradt felnőtteknek is, vagyis a farkasoknál megtalálható a magasrendű szocialitás legfontosabb viselkedésformája, a táplálékmegosztás.

Az agresszió mellett egyéb szociális viselkedésformák is vannak. Így például gyakori a farkasok üdvözlő ceremóniája. A falka két tagja még rövid távollét után is üdvözlí egymást. Az üdvözlés tulajdonképpen az aktív alárendelés egyik formája. A rangsorban alacsonyabb állat izgatottan nyalogatja, csipkedi és szagolgatja a domináns egyed száját. Az üdvözlés gyakran csoportosan történik, például akkor, ha elvált egyedek újra találkoznak a falkával. Ilyenkor az orrukkal igyekeznek még távolról is elérni a vezérállatot, megnyalják, vagy szájukba veszik a pofáját.

Gazdag a különböző hangok leltára: morgás, nyüsztítés, vinnyogás, vicsorgás, üvöltés, ugatás, fogcsattogtatás. A morgás és a vicsorgás agresszív érzéseket közvetít, a nyüsztítés és a vinnyogás, amely változatos, gazdag hanganyaggal történik, mindig barátságos. Az ugatás, mely inkább vakkanáshoz hasonlít, lehet figyelmeztetés a falka többi tagjának, és lehet fenyegetés valamilyen beható felé. A fogcsattogtatás a csapatot indító és szinkronizáló jel. Az üvöltés fél másodperctől akár 11 másodpercig is kitartott, folyamatos, meglehetősen dallamos hang, fontos szociális funkciói vannak. Magányos egyedek üvöltése hívogató jelzés, gyakran hallani akkor, ha a falka valamiért szétszóródott. A falka együttes, hosszan tartó üvöltése valószínűleg szinkronizáló hatású, és a falka területbirtoklását is jelzi, sokszor fél óráig is eltart. A farkasok együttes üvöltését barátságos üdvözlések előzik meg, és úgy tűnik, nagyon szívesen üvöltenek.

Említettem, hogy a farkasok bizonyos esetekben megosztják egymással a táplálékot. A kölykök a szájszél megharapásával kérnek, de ezzel hódol a fiatal farkas is a vezérnek, a felnőtt farkas gyakran így kéri az alfát, hogy induljanak vadászni.

Az etogramhoz tartozik a szexuális viselkedés, az ellés, az ivadékgondozás, az anya-kölyök kapcsolat viselkedési mintái, a különböző komfortviselkedések, ezekben kicsi a kutyáktól való eltérés, de ezekkel nem foglalkozom részletesen.

Van néhány bonyolultabb viselkedési forma is. Ilyen például a majmoknál is jól ismert megtévesztés: felnőtteknél előfordul, hogy a megtámadott

egyed játékra hívással próbálja az agressziót leszerelni, az is előfordul, hogy egy egyed játékos viselkedéssel akarja társa figyelmét egy jó falatról elterelni és így megszerezni azt. Az ilyen esetekben a hangulat persze feszült. Az öregek általában átlátnak rajta.

Nem teljesen világos a funkciója az úgynevezett „bűnbakképzés”-nek. Előfordul, hogy többen, négyen-öten is támadnak egy a rangsorban rendszerint alárendelt egyedet, a „bűnbakot”, és ez gyakran vezet annak a falkától való elűzéséhez is. A legvalószínűbb, hogy ez a populációsabályozást szolgálja, mert a falkától nem az erős, fiatal egyedek mennek el érettségük idején, hanem a legyőzött, gyenge egyedeket taszítja ki a falka, amely így folyamatosan a legjobb összetételét tartja meg.

A táplálékszerző viselkedés egy különös formája az, hogy a farkasok nagyobb testű prédacsordát „pásztorolnak”, vagyis követik és időnként meghajtják őket. Ha gyenge, idős vagy sebesült egyedet találnak, azt megrohanják és elejtik.

Összefoglalva a farkasok etológiájáról ismerteket: a farkasok viselkedése a legdifferenciáltabb a *Canideák* között, mert társasan élnek, míg a többiek nagyrészt egyedül vagy kis családi csoportokban (Sheldon, 1992). A farkasnak ezért különösen fejlett szociális intelligenciája van, a falkában történnek folyamatosan befolyásolják a rangsort. Az egyes pozíciók megszerzéséért vagy megtartásáért gyakoriak az agresszív összecsapások, és ebben nagyon fontos szerepe van annak, hogy az egyedek ne csak a közvetlen fölötteseiket figyeljék, hanem az egész falkát is, mert az alkalmi érdekek, szövetségek nagyon fontosak a rangsorküzdelmekben. A gyakoriság természetesen nem azt jelenti, hogy a farkasok percenként összecsapnak, hiszen így nem alakulhatna ki a stabilis rangsor. Arról van szó, hogy nagyon figyelik egymást, és nem hagynak ki egyetlen megfelelő alkalmat sem arra, hogy előbbre jussanak. Lehet, hogy hetekig semmiféle összecsapás nem történik, de amint a rangsor elején valaki megsebesül, meggyengül, ezt a többiek azonnal a saját pozícióik javítására használják fel. Ez nagyon nagy különbség, ha mondjuk, az ember hasonló viselkedésével vetjük össze. Az ember is szeret a rangsor elején elhelyezkedni, de általában nem azonnal és nem kíméletlenül használja fel az előtte állók pillanatnyi gyengeségeit. Ha egy embercsoport vezetője kificamítja a lábát, akkor a csoport tagjai segítik, és nem arra használják betegségét, hogy a rangsor végére nyomják.

Az agresszió különböző formáit a megtámadott egyed csak akkor képes helyesen értelmezni, ha pontosan ismeri a saját és az agresszor helyét a rangsorban, és fel tudja mérni az adott helyzetben az agresszor viselkedésének konkrét célját, válaszreakcióiban pedig figyelembe kell vennie a falka

többi egyedének állapotát is. Különösen fontos az a jelenség, hogy a gazdag testbeszédkészlet mindig csak a saját kontextusában értelmezhető.

Míg az állatok általában olyan viselkedési jelekkel érintkeznek, amelyeknek „értelme” genetikailag rögzítve van, a farkas esetében sokszor kell a jelet *értelmezni*, tehát a válasz nem egyértelmű, nem kizárólag a jel formájából következik, hanem annak a kontextusából, „szöveggörnyezetéből”. Ez nagyon magasrendű agyműködést feltételez. Ennek az is a mutatója, hogy a farkasok viselkedésének igen nagy az egyedi változatossága, egy farkán belül szinte „személyiségekről” beszélhetünk, mert a tanulás is nagyon nagy szerepet játszik az egyes egyedek viselkedésének kialakításában.

H. Frank ismert farkaskutató szerint a farkasok viselkedésében jól megkülönböztethető két különböző irányítórendszer működése (Frank, 1980). Az első a primitívebb, ősibb ösztönrendszer, amely genetikailag rögzített viselkedési mintázatokból áll, és a legfontosabb életmechanizmusokat, mint a szaporodást, táplálékszerzést, védekezést biztosítja. Ettől bizonyos mértékig független az újabb, tanuláson és az elme problémamegoldó képességén alapuló „kognitív” rendszer, amely a csoportos vadászat során fejlődött ki. A két rendszer konfliktusa esetén mindig az első kerekedik felül, ezért nehéz a farkast tanítani, bár önállóan kiváló a problémamegoldó képessége. Ugyancsak nehéz a farkast irányítani, „kézben tartani”, mert önállóságát, „vad ösztöneit” nemigen lehet tanúlással befolyásolni. Frank szerint a két viselkedést szabályozó rendszer a farkas háziasítása során kialakuló kutyában formálódik át egységes mechanizmussá, amelyben a taníthatóság, a viselkedés formálhatósága az alapvető tulajdonság.

Megfigyelések szerint a kutyák szociális struktúrája sok szempontból teljesen másképpen épül fel. Nemcsak az agresszív interakciók nagymértékű csökkenése, de az egyértelmű, farkasokra oly jellemző fajspecifikus pozíciójelzések szinte teljes hiánya is szembevetendő. Feltételezhető, hogy esetükben egészen más, szociális struktúrát fenntartó mechanizmusok működnek, melyek a dominanciastátus állandó jelzése helyett a múltbéli találkozások memórianyomain alapulnak (Bradshaw–Wickens, 1992).

A találkozás

Jelenlegi elképzelésünk szerint amikor mintegy 100–150 ezer évvel ezelőtt a *Homo sapiens* Afrikából észak felé vándorolva elkezdte benépesíteni Európát, szembe találta magát egy régóta ott élő, intelligens, szociális ragadozóval, a farkassal. Bár feltehetőleg ugyanazokat a zsákmányállatokat vadászták,

ugyanott éltek, mégsem voltak igazi versenytársak. Az emberek alacsony létszáma és a bőséges táplálékforrások nem tették szükségessé a versengést. A két faj ugyanakkor kölcsönös előnyökkel is szolgált egymás számára. Az embercsoport által termelt hulladék a farkasok számára könnyen megszerzhető táplálékforrás lehetett, de az embernek is jól jött az önkéntes „takarítóbrigád”. Feltehetőleg a farkasok közül azok az egyedek csatlakoztak állandó kísérőként az embercsoportok mellé, melyek nem tudtak kellő pozíciót elfoglalni saját falkájukban, és mint „kivert” egyedek a különböző falkák territóriumainak határán próbálkoztak a fennmaradással. Ezek az eredendően szubmisszív egyedek kellő szociális fajtársi kapcsolatok hiányában készek voltak elfogadni az ember állandó jelenlétét, megtanulták kihasználni az emberi környezet nyújtotta előnyöket, és az egymást követő generációk során az embercsoport környezetében fokozatosan kialakulhatott egy „szelíd farkas” populáció. Ennek egyedei külső kinézetükben ugyan még semmiben sem különböztek vadon élő fajtársaiktól, de csökkent agressziójuk, stressztoleranciás képességük, szubmisszivitásra való hajlamuk és egyéb viselkedésbeli jellemvonásaik révén egyre távolabb kerültek tőlük. A megváltozott körülmények és adaptációs követelmények okozta elkülönülés növekvő mértékű reprodukzív izolációhoz vezetett, és az evolúció törvényszerűségeinek megfelelően a *Canis lupus* elindult az önálló fajjá válás útján.

Ember és farkas között egy kölcsönös előnyökön alapuló, funkcionális kapcsolatrendszer alakult ki, az egyre szelídebb egyedek éjjel mint élő, meleg takaró, nappal mint játszó- és vadásztárs, illetve mint higiéniai feladatokat ellátó segéderő tettek jó szolgálatot az embernek. Mindezeket figyelembe véve, és mivel a kutya (*Canis familiaris*) és a modern ember (*Homo sapiens sapiens*) megjelenése térben és időben meglepően közel esik egymáshoz, joggal feltételezhetünk egy olyan koevolúciós folyamatot, melyben a két faj egymás környezetét és adaptációs feltételrendszerét kölcsönösen befolyásolva formálódott az elmúlt 100 ezer év során.

A legelső, kétségtelenül kutyától származó csontok kb. 14 000 évesek (Nobis, 1979), de Szibériában és Kínában 20 000 éves csontokat is találtak, ezeket tartják a „szelíd farkas” maradványainak (Olsen–Olsen, 1977). A farkastól nem megkülönböztethető maradványokat jóval korábban is találtak, pl. Dél-Franciaországban 150 000 évvel ezelőtt (Serpell, 1995) és még régebben máshol is, ahol a korai emberek megfordultak. Ezekről sokáig azt tartották, hogy vagy véletlenül, vagy mint zsákmányállatok kerültek az emberi lakóhelyek maradványai közé.

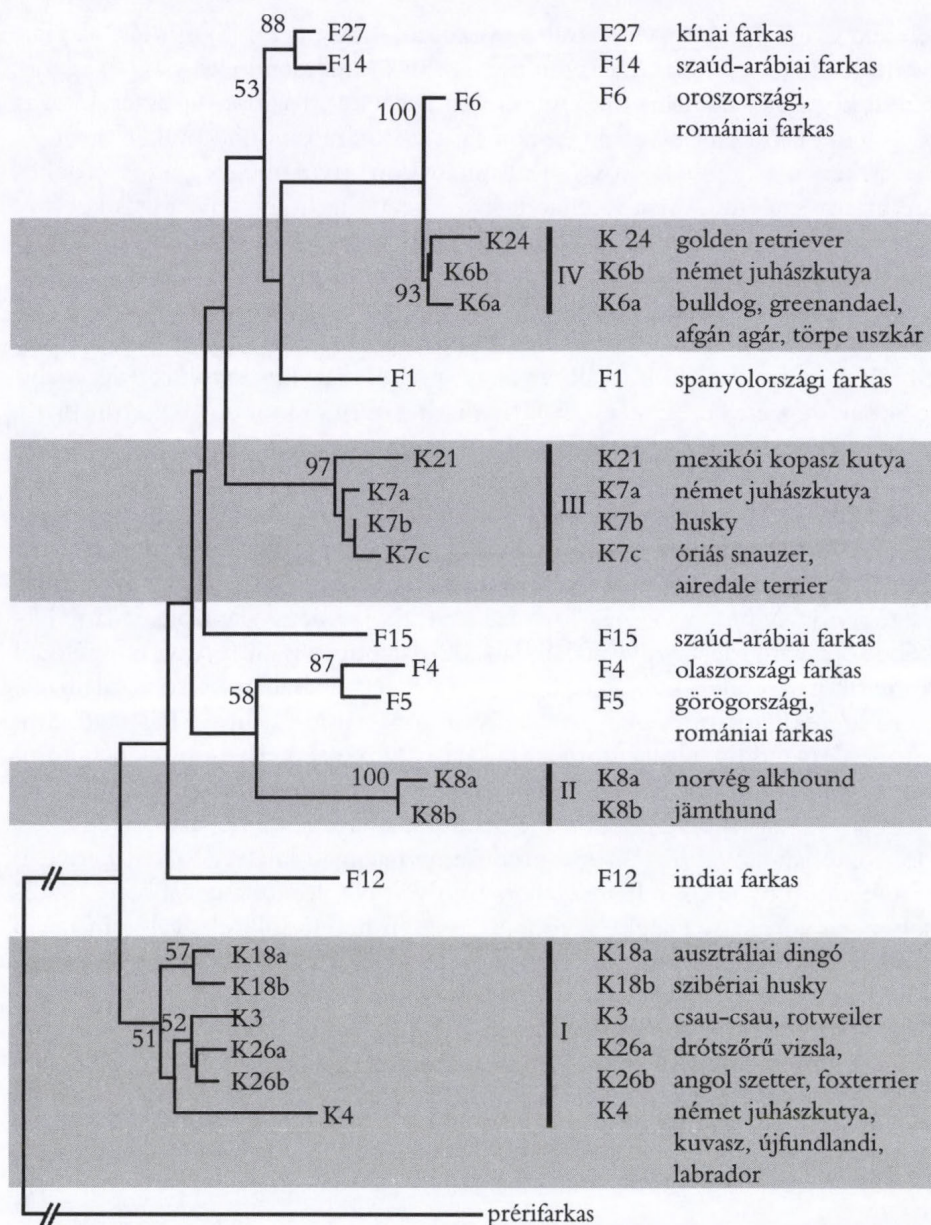
Teljesen új molekuláris biológiai adatokat szolgáltatott egy rendkívül alapos DNS-vizsgálat, amelyet egy nyolctagú kutatócsoport végzett, Robert Wayne,

a Californiai Egyetem tanára vezetésével (Vilá et al., 1997). A vizsgálat során 162, Észak-Amerikából, Európából, Ázsiából és Arábiából származó farkasból, 140 kutyából, amelyek 67 ismert fajtát és 5 keveréket képviseltek, valamint néhány sakálfajból és prérifarkasokból (ez utóbbiak kb. egymillió éve váltak el a farkasoktól) vettek DNS-mintákat a sejtek mitokondriumaiból. A mitokondrium-DNS úgynevezett kontrollrégiójában meghatározták 261 nukleotidpár pontos sorrendjét, és következtetéseiket ezekre az adatokra, valamint egy kisebb vizsgálatban a sejtmagból származó DNS analízisére alapozták.

A vizsgálatok gondolatmenete a következő: a mitokondrium-DNS csak anyai ágon öröklődik, és ezért is nagyon alkalmas olyan vizsgálatokra, amelyekkel hosszabb idő során bekövetkezett mutációk alapján leszármazási kapcsolatok deríthetők fel. Ha egy faj populációiból kisebb csoportok, esetleg egyedek kiválnak, leszármazottaik elkülönülve élnek, később belőlük is nagyobb populációk keletkeznek. Az ezekből származó DNS-minták nukleotidsorrendjének elemzése alapján meghatározható, hogy a kiválások után milyen mértékben halmozódnak fel új mutációk. Ezekből az adatokból felderíthető az egyes fajok, populációk, egyedek rokonsági kapcsolata (3. ábra). A mutációk keletkezési sebessége is megbecsülhető, és ennek segítségével még arra is lehet következtetni, hogy az egyes fajok vagy populációk mikor, mennyi idővel ezelőtt váltak el egymástól.

Ezeknek a vizsgálatoknak az volt a legfontosabb eredménye, hogy a kutyáknak kizárólag a farkas lehetett az őse, mert a kutya- és a farkas-DNS-ben csak 12 különböző mutáció található, míg a kutyák és a sakálok meg a prérifarkasok DNS-ei 22 helyen különböznek. Korábban Lorenz azt gondolta, hogy bizonyos kutyafajták az aransakáltól származnak, azonban a rendszertanászok meggyőzték őt, hogy a kutya kizárólag a farkastól származik, elsősorban viselkedéssel kapcsolatos jegyek alapján (Lorenz, 1975). A kutya és a farkas hangadása egymástól nem különbözik, míg az aransakálé egészen eltérő, és inkább a prérifarkaséra hasonlít.

A következő rendkívül meglepő eredmény az, hogy a kutyák és a farkasok szétválása nem pár ezer évvel, hanem kb. 135 000 évvel ezelőtt kezdődött. Ez azért is nagyon érdekes, mert saját fajunk, a *Homo sapiens* is ekkor jelent meg. Az archeológusok által vélt 14 000 évvel ezelőtti időpont és az egy nagyságrenddel régebbi időpont közötti különbséget Wayne-ék azzal magyarázzák, hogy kb. 14–20 000 éve jelentek meg a farkastól anatómiailag is különböző kutyafajták, és korábban a kutya formájában, csontjainak szerkezetében nem, csak *viselkedésében* különbözött a farkasoktól. Ez nagyon logikus érvnek látszik, hisz' éppen a „szelíd farkas” elnevezéssel gondolták az archeológusok megoldani a farkasétól csak kissé eltérő csont-



3. ábra.
Kutyafélék DNS-vizsgálata

leletek magyarázatát. Meg kell jegyezni, hogy a DNS-minták alapján számolt időadatok természetesen nem vehetők teljesen biztosnak, és igazából akkor lehet egészen bizonyosra venni ezeket, ha más módszerekkel is meg lehet erősíteni, de ez az emberi faj életkorára is vonatkozik.

Ezekon a nagyon fontos megállapításokon kívül még egy sor érdekes eredmény született. Arra is lehetett következtetni, hogy a háziasítás két különböző, távoli időpontban történt, vagyis a háziasítás különleges, ritkán előforduló esemény volt, ami nagy szakértelmet igényelt. Az így kialakított kutyapopuláció azután nagyon gyorsan elszaporodott, és az emberrel együtt a világ minden részébe eljutott. Az is kimutatható, hogy azok a farkaspopulációk, amelyekből a kutyák kiváltak, mára már kipusztultak, de újabb időkben végzett keresztezésekkel friss farkas-DNS időnként bekerült bizonyos kutyafajtákba, tehát a különböző célokra szelektált kutyafajták előállításához a vad farkasok nagy genetikai variabilitása is hozzájárult. Érdekes eredmény az is, hogy a különböző kutyafajták genetikailag nem homogének. A fajtákon belüli küllemi és viselkedésbeli egyformaság igen változó genetikai háttérre épül, éppen úgy, mint egyetlenegy másik faj, az ember esetében is. Minden vizsgált kutyaeegyed DNS-e négy alaptípus valamelyikébe sorolható, de az egyes fajtákban több alaptípus is előfordul, így például a mexikói szőrtelen kutyában három, a német juhászban kettő is található.

A molekuláris biológiai eredmények megerősítik a háziasítás valószínű lefolyásáról eddig elmondottakat. Talán annyival kell még kiegészíteni, hogy valószínűleg a takarító, melegítő, figyelmeztető funkciók ellátására nagyon sokáig megfeleltek a megszelídített farkasok, de azután egyszer, pontosabban a Wayne-csoport eredményei alapján kétszer, olyan kedvező viselkedési mutációk jelentek meg, amelyek elkülönített továbbtenyésztéséhez nagyon nagy érdeke fűződhetett az emberelődöknek, valószínűleg a *Homo sapiens* éppen kialakuló csoportjainak, és ezektől a mutáns farkasoktól származnak a kutyák. Csak találgatni lehet, hogy melyek voltak ezek a becses tulajdonságok, mert ha megvizsgáljuk, hogy a kutyák és a farkasok milyen viselkedésformákban különböznek, elég sok mindent találhatunk.

Milyen lett a kutya?

A kutya és farkas között tapasztalható jelentős különbségek eredetét, okait elemezve élnünk kell azzal a feltételezéssel, hogy a kutyaős domesztikációja során az egymást követő generációkból feltehetőleg azok az egyedek maradtak meg, amelyek a szociális vonzódás, a csoportstruktúrába való

beilleszkedés, a kooperációs hajlam, a kommunikációs helyzetek megértése terén a legjobbak voltak. Hipotézisünk szerint a ma élő kutya olyan mesterséges szelekció eredménye, amely többek között a szociokognitív képességek kibontakozására és az ember iránti vonzódásra is irányult. Mivel a viselkedését, képességeit kialakító tényezők nagymértékben hasonlóak voltak a humán evolúció során megjelent adaptációs követelményekkel (melyek között fontos szerepet játszott a komplex szociális környezet és a kommunikációs kényszer), a két faj viselkedésében megfigyelhető analógiáknak döntő szerepe lehet a kutya kialakulásának megértésében. Az alábbiakban felsorolásszerűen összefoglaljuk a kutya azon jellegzetességeit, melyek nagy valószínűséggel a fentebb vázolt koevolúciós-domesztikációs folyamat következtében váltak a *Canis familiaris* fajspecifikus sajátágaivá.

– A genetikai variancia extrém mértékű növekedése (destabilizáló szelekció) extrém mértékű morfológiai variabilitáshoz és viselkedésbeli plaszticitáshoz vezetett.

– A viselkedés szerveződésében alapvető változások következtek be: csökkent a korai reflexív viselkedések szerepe, a mintázatok determináltsága és a fajspecifikus kommunikatív viselkedések szerepe (Nott–Bradshaw, 1993).

– Jellemző továbbá a felgyorsult ivari érés és megnövekedett reprodukatív aktivitás, mely egyúttal függetlenedik a csak később és kevésbé intenzíven megjelenő agressziótól, dominanciára törekvéstől és a területvédő késztetések megjelenésétől (Fox, 1975).

– A stressztoleranciára való szelektálás következtében jelentős változások mentek végbe a neuroendokrin szabályzórendszerben (Beljaev–Trut, 1975). Az idegrendszer dopaminergaktivitása megnőtt, melynek eredményeképpen változások történtek az információfeldolgozó rendszerben (Frank–Frank, 1987), és plasztikusabb tanulási képességgel rendelkező egyedek jöttek létre.

– Az ember és farkas kommunikatív jelzéseiinek különbözősége miatt a kutya kommunikációs rendszerében változások mentek végbe. Az alapvetően vizuális és audiális modalitásban zajló emberi kommunikációhoz való adaptálódás jeleként csökkent a szaglás kommunikációban játszott szerepe, és másodlagossá vált a fül/farok kommunikációban betöltött szerepe. A vokalizáció (ugatás) szerepe megnőtt, és többfunkcióssá vált (jelzés, kérdés, izgalmi állapot, emberi beszéd által kiváltott „facilitált” reakció). Mindez morfológiai változásokban is megnyilvánul (az arcponya ellaposodása, a lógó fül megjelenése, a variábilis méretű és formájú farok megjelenése).

– Megnőtt az egyedek idegen fajokhoz (emberhez) való szocializációs hajlama: az egyedfejlődés érzékeny periódusai kevésbé kifejezettek, neoté-

niás jelenségek léptek fel (Coppinger et al., 1987), egész életen át tartó emberhez való kötődés (Topál et al., 1998).

– Fejlett interspecifikus kooperáció felé mutató jelenségek: A saját viselkedés kontrollálhatósága jelentősen megnőtt (önkontroll, ill. mások általi irányíthatóság; Topál et al., 1997), a viselkedési repertoárban csökkent az agresszió szerepe és jelentősége (Bradshaw–Wickens, 1992), az önálló feladatmegoldó készség csökkenése (Frank–Frank, 1985) és a kondicionálási feladatokban való sikeresség növekedése (Frank et al., 1989). A szociális tanulás különböző formáinak megjelenése interspecifikus (kutya–ember) relációban: a szociális anticipáció, ill. a megfigyeléses tanulás jelenségei (Kubinyi et al., 2000a, 2000b), valamint az emberrel való kooperáció (Naderi et al., 2001).

– A kognitív struktúrában lezajló változások, melyek elsősorban a kutya kommunikációs készségeit és szociokognitív képességeit érintették. Mivel a kutya viselkedésevolúciójának fontos tényezője volt a komplex emberi környezet, feltehető, hogy a kutya szelektíven érzékennyé vált bizonyos emberi kommunikatív gesztusokra (az erre utaló eredményeket lásd: Miklósi et al., 1998, 2000; Soproni et al., 2001, 2002; Hare–Tomasello, 1998; McKinley, 2000), valamint az emberi beszédre, melynek következtében a társas helyzetek nagyfokú megértését elősegítő képességek fejlődtek ki benne.

Viselkedési analógiák az ember és a kutya között

A következőkben azokról a kísérleteinkről számolok be, amelyek véleményem szerint alátámasztják a bevezetőben vázolt hipotézist, és igazolják a viselkedési analógiák kialakulását az ember és a kutya között.

Különleges kötődés az emberhez

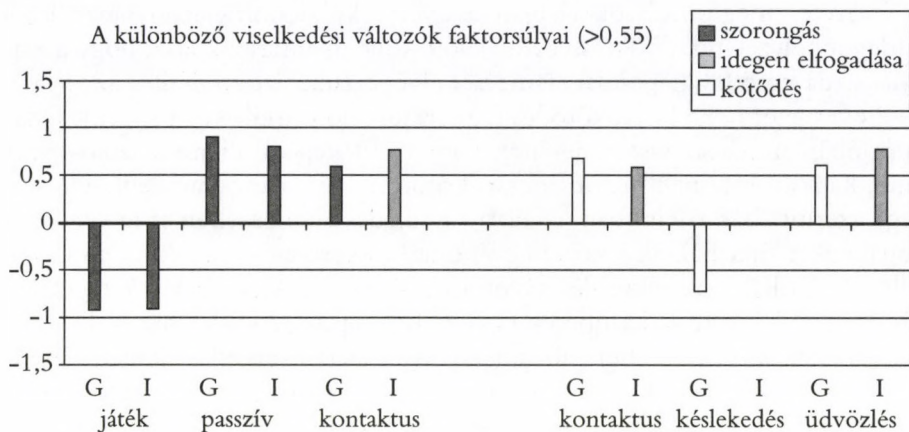
Az etológiai irodalomban jól ismert az állatok társas kötődésének koncepciója, amely a fejlett csoportstruktúrában élő fajok szociális viselkedésének meghatározó belső tényezője. Etológiai vizsgálatokban sikeresen alkalmazható a Bowlby (1972) által a humánpszichológiában bevezetett kötődési elmélet, mely szerint a kötődés egy olyan organizációs struktúra, amely stresszhelyzetekben specifikus viselkedési mintázat aktiválódásában nyilvánul meg. A kötődési viselkedés meghatározott kritériumok alapján könnyen azonosítható. A kötődés feltétele a kötődési személy megkülön-

böztetésére való képesség és a vele szemben megnyilvánuló specifikus viselkedési reakciók (közelség, kontaktuskeresés, szeparációs stressz, specifikus üdvözlési viselkedés). Amint azt manapság egyre többen feltételezik (pl. Collis, 1995), az ember-kutya kapcsolat valódi társas kötődési viszony. A kutya-ember kötődés pszichológiai szempontból hasonlít a szülő-gyermek kapcsolathoz: ugyanúgy aszimmetrikus, és alapvetően függőségen alapuló (Ben-Michael, 1995), és feltehetőleg az ember-ember szociális kapcsolatban aktiválódó mechanizmusok egyfajta transzpozíciójáról lehet szó (New, 1995). A kutya emberhez való kapcsolatának szülő-gyermek kapcsolattal való analógiás jellegére utal, hogy egyes vizsgálatok szerint meghatározott körülmények között (kötődési kapcsolatot érintő érzelmi stressz) a kutyák és gyermekek hasonló pszichoszomatikus reakciókat mutatnak (Fox, 1975). Egy másik vizsgálat azt igazolta, hogy a kutya-ember kötődés alapvetően más természetű, mint a fajtársak közötti szociális viszony. Eszerint az új környezet által kiváltott stressz bizonyos élettani és viselkedésbeli megnyilvánulásai szignifikánsan csökkenthetők ismert személy jelenléte által, míg egy ismert fajtárs jelenléte nem eredményez hasonló reakciót. Mindez arra enged következtetni, hogy az emberrel való kapcsolat a kutya számára kitüntetett jelentőségű, s az emberi környezethez való adaptálódottság egyik megnyilvánulásának tekinthető. Ezt látszik alátámasztani az is, hogy vizsgálataink szerint a kutya-gazda kötődés mérhető a szülő-gyermek kapcsolatra kidolgozott humánpszichológiai módszerrel (Topál et al., 1998).

Előzetes megfontolások alapján a gyermekpszichológiában használatos „Idegenhelyzet-teszt” (Ainsworth, 1969) tűnt alkalmasnak arra, hogy a kutya-gazda kötődési kapcsolat elemzését elvégezzük. Ezt eredetileg az anya és 1–2 éves gyermeke közti kötődés felmérésére dolgozták ki. A gyermek szituációban mutatott viselkedésének leírásával kategorizálható a szülő-gyermek kapcsolat, annak biztonságosan kötődő, ambivalens vagy elkerülő jellege szerint. Bár a leírásban az állati viselkedés elemzésében is megszokott fogalmakat használnak (közelség-/kontaktuskeresés, kontaktusfenntartás, ellenállás, tiltakozás, elkerülés, távoli interakciók), a kiértékelés, kategorizálás alapja a képzett szakemberek tapasztalati képe, „gestaltt”-alapú döntése. Mivel ez utóbbi eljárás nem alkalmazható az állati viselkedés elemző vizsgálatára, a megfigyelések során szükséges volt a kutya magatartásának előre megállapított viselkedési elemeken alapuló rögzítése. A megfigyelt viselkedéselemek variancia- és faktoranalízise alapján úgy tűnt, hogy a gazda-kutya viszony leírható az anya-gyermek kapcsolat mintájára. Úgy találtuk, hogy a kutyák kísérleti helyzetben mutatott viselkedése (idegen személy, illetve

gazda jelenlétében megfigyelve) megfelelt a kötődési viselkedés kritériumainak. A gazda iránt megkülönböztetett reakciót mutattak, azaz jelenlétében többet exploráltak, távozásakor specifikus keresési reakciót mutattak, visszaérkezésekor pedig kifejezett kontaktus-/közelségkereső reakcióval válaszoltak. Bár a kutyák viselkedési mintázatát 16 változó rögzítésével jellemeztük, e változók három – egymással nagy mértékben korreláló elemeket tartalmazó – csoportra voltak oszthatók. A három csoport – mint az egyedek viselkedését leíró 3 faktor – az általuk tartalmazott viselkedési elemek alapján került elnevezésre. Eredményeink szerint a kutyák viselkedési mintázatát az idegen helyzetben mutatott „szorongás” mértéke (faktor 1), a gazda irányába mutatott „kötődés” (faktor 2) és az idegen felé mutatott „elfogadás”-i reakció (faktor 3) határozta meg. A további analízis során meghatároztuk, hogy az egyes gazda-kutya párok esetében a „szorongás”, „kötődés” és „idegen elfogadás” milyen mértékben nyilvánult meg (4. ábra). Feltételezhetjük, hogy a kutya gazdája iránt megfigyelt kötődési viselkedése, mely számos vonatkozásában eltér a más fajoknál leírtaktól (ti. felnőttkorban is fennmaradó reakció, interspecifikus jellegű), az emberrel való koevolúció eredményeképpen alakult ki, és mint ilyen, egyik megnyilvánulása a kutyában fellelhető viselkedési analógiáknak.

További vizsgálataink arra engednek következtetni, hogy az emberhez való kötődés a kutyák elemi fontosságú igénye. Amennyiben ugyanis meg-



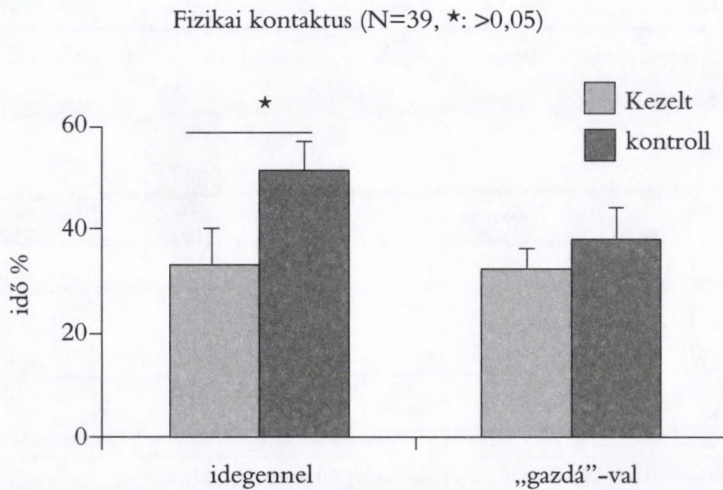
4. ábra.

Kutyák kötődési viselkedésének vizsgálata idegenhelyzet-tesztben
Topál et al., 1998, J. Comp. Psychol.

vonjuk tőlük az emberrel való szociális kontaktus lehetőségét (pl. menhelyi körülmények között), akkor erre megnövekedett kontaktusigénnyel válaszolnak, mely adott esetben rendkívül gyorsan kialakítható kötődési kapcsolatokban nyilvánul meg (Gácsi et al., 2001). Ha menhelyi kutyákat egyenként elkülönítünk, és tizenöt percig barátságos humán kontaktusban részesülnek, egy későbbi időpontban a rövid kapcsolat hatása is kimutatható a kötődési tesztben (5. ábra).

Ugyancsak megerősíti a kutyák különleges kötődésének koncepcióját a szelíd, ember által nevelt farkaskölykök viselkedése. Ez még folyamatban lévő munkánk, de a következő, 6. ábrán bemutatom az 5-6 hetes, azonos módon nevelt kölyökkutyák és -farkasok viselkedését egy választási helyzetben, amelyben a gazda és egy idegen között választhattak. A kutyák megközelítési látenciája szignifikánsan kisebb, és tartózkodási idejük a gazda közelében nagyobb, mint ugyanezen értékek a farkasok esetében. Ha a választási helyzetben ismeretlen ember és kutya között választhatnak, a kutyák az embert, a farkasok a kutyát választják (6. ábra).

Az első analógia tehát, amelynek kialakulását kísérleteink nagymértékben valószínűsítik, az emberhez való különleges kötődés.

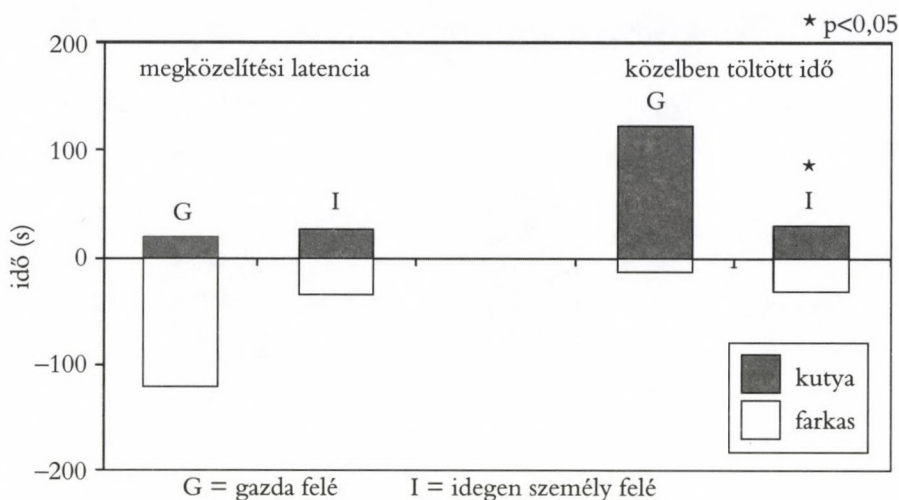


5. ábra.

Menhelyi kutyák viselkedése az idegenhelyzet-tesztben
Gácsi et al., 2001, J. Comp. Psychol.

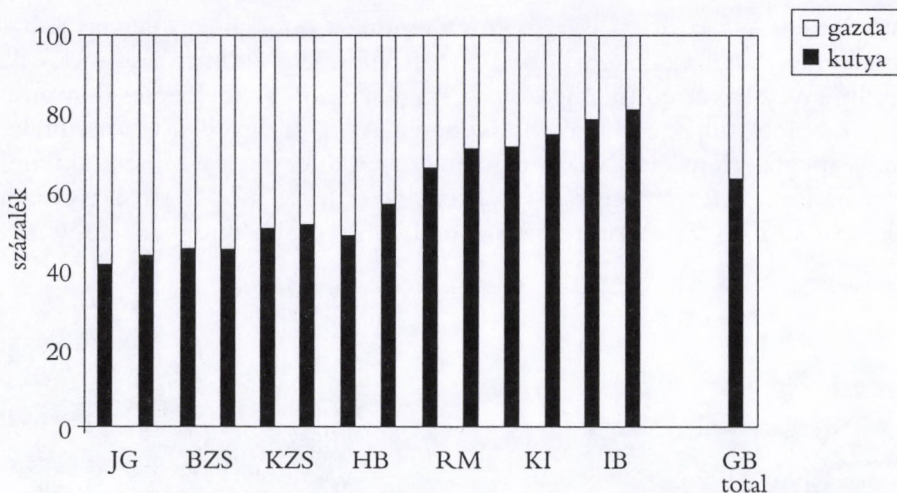
Együttműködés az emberrel

Igen tanúságosnak bizonyult az analógiák felderítése szempontjából a kutya-ember közötti együttműködés vizsgálata munkakutyákon. Vakvezető kutyák gazdájukkal való közlekedését vizsgálva kiderült, hogy a vakvezetés tulajdonképpen nagyon bonyolult, mindkét fél aktív részvételét igénylő, kooperatív tevékenység. E kooperáció lényeges eleme a döntési dominancia folyamatos változtatása, melynek során hol a kutya kezdeményezi az akció következő elemét, hol pedig a gazdára hárul annak eldöntése, hogy mi következzen. Bár az egyes vizsgált párosok között nagy különbségek vannak abban a tekintetben, hogy a döntések hány százalékában dönt a kutya, ill. a gazda, a valamennyiükre jellemző dominanciaváltások arra utalnak, hogy kutya és ember az állatvilágban egyedülálló módon képes tevékenységének összehangolására (Naderi et al., 2001). Az eredmények gyakorlott vak-vakvezető kutya párosok megfigyeléséből származnak, és videofelvételek értékelésén alapszanak (7. ábra).



6. ábra.

Ember nevelte kutya- és farkaskölykök preferenciatesztje 5-6 hetesen
(N=3-3): gazda vs. idegen



7. ábra.

Vakvezető kutyák és gazdáik közötti kooperáció

(az akciók kezdeményezésének gyakoriságmegoszlása az egyes párosoknál)

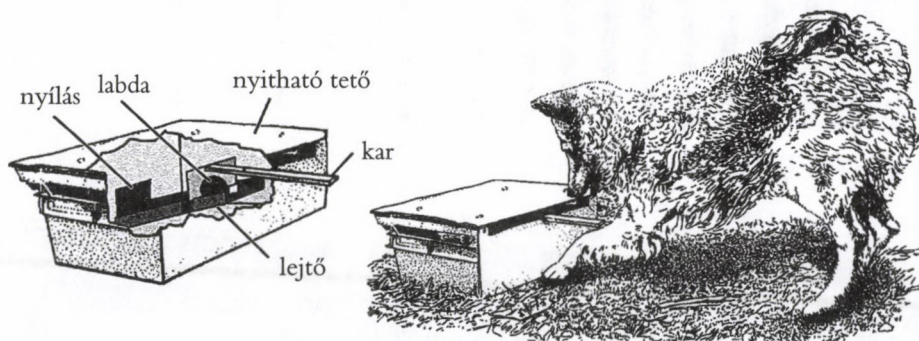
Naderi et al., 2001. *Arin, Behav. Sci.*

A bemutatott és más hasonló kísérletek alapján megfogalmazható a második analógia: *a csoporttagokkal kapcsolatos agresszió jelentős csökkenése és a dominanciaváltás képessége.*

Szociális tanulás

Az emberi együttműködés szinkronizációs mechanizmusai között igen fontosak a különböző szociális tanulási formák. Vizsgálataink szerint a kutya a gazdája mint demonstrátor közreműködésével hatékony megfigyelésszerű tanulásra is képes lehet (Kubinyi et al., 2000a, 2000b; Pongrácz et al., 2001b). Ebben a kísérletben a kutyák egy olyan dobozt manipulálhattak, melyből egy kar elmozdításával az általuk kedvelt teniszlabda gurult ki (8. ábra). A kutyákat három csoportra osztottuk, de mielőtt maguk manipulálhatták volna a dobozt, az egyes csoportok más-más típusú demonstráció tanúi lehettek. Egyik csoport kutyái tíz alkalommal láthatták, amint gazdájuk a kar elmozdításával megszerezte a labdát, mellyel azután játszhattak. A másik csoport egyedei hasonló demonstrációkat láttak, de a dobozból nem gurult ki labda, így a játék is elmaradt, míg a harmadik csoport

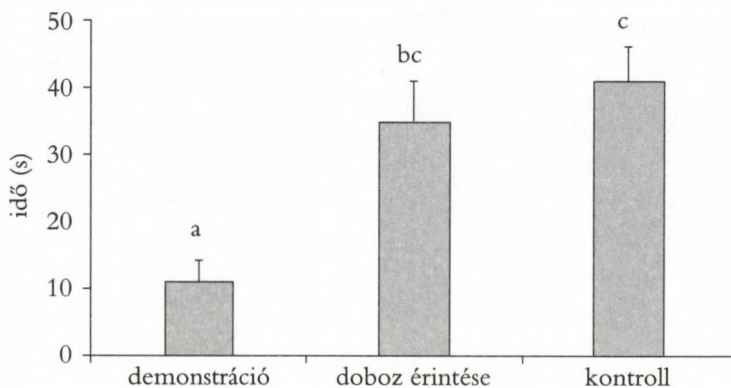
kutyái nem látták, hogy a gazda hozzányúlna a dobozhoz, ehelyett annak környékén játszhattak a labdával megfelelő ideig (kontrollcsoport). Az eredmények egyértelműen igazolták, hogy a gazda általi előzetes demonstrációk befolyásolják a kutyák viselkedését. Azok az egyedek bizonyultak a labda megfelelő módon való megszerzésében a legsikeresebbnek, akiknek gazdája komplett demonstrálást végzett, de érdekes módon azok is sokkal sikeresebbek voltak a kontrollcsoportnál, amelyek látták ugyan, hogy gaz-



8. ábra.

Szociális tanulás I: labdaadagató gép működtetése

A szerkezet manipulálásának latenciája az egyes csoportokban ($p < 0,001$)



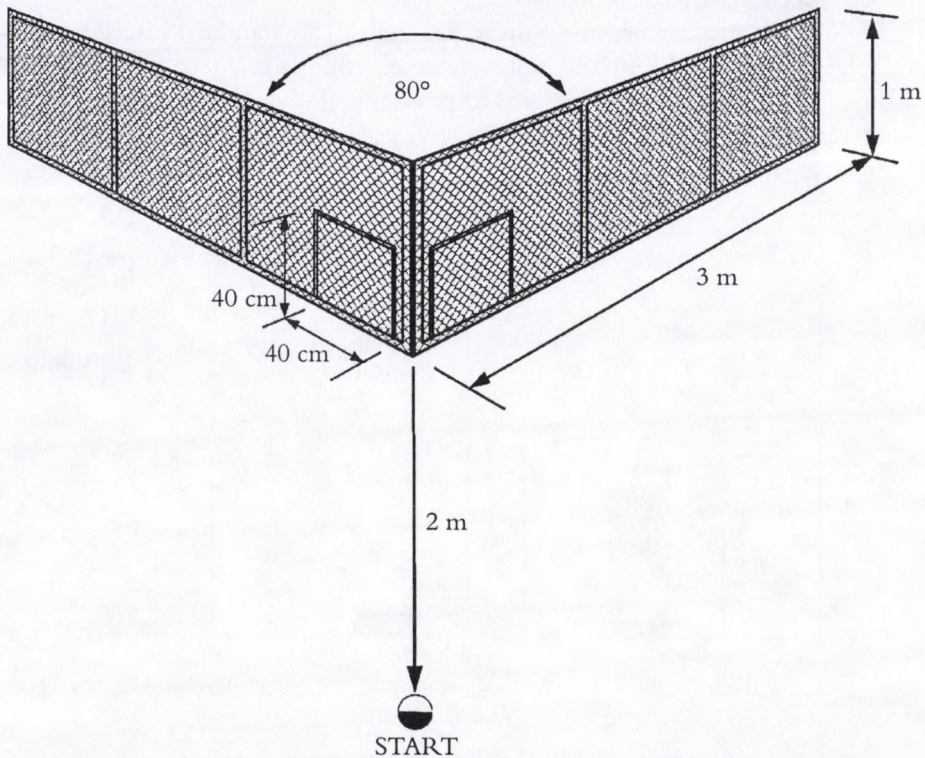
9. ábra.

Szociális tanulás I: a megoldás latenciái

Kubinyi et al., *In prep.*

dájuk elmozdítja a kart, de a dobozból nem gurult ki labda a demonstrálás során (9. ábra).

Bár a fajtársak közötti megfigyeléses tanulás különböző mechanizmusai gyakran előfordulnak a társas életmódot folytató fajoknál, más fajok között ugyanez már jóval ritkábban demonstrálható. Az általunk megfigyelt jelenség lényeges vonása, hogy kutya és ember között történt a szociális tanulás, valamint úgy tűnik, a kutyákat érdekli annyira a gazda tevékenysége, hogy a belátható cél, ill. jutalom (ti. kiguruló labda) nélkül elvégzett „üres demonstrációk” is – mint a gazda hatékony ingerkiemelő akciói (stimulus enhancement) – befolyással vannak a kutyák későbbi manipulációs tevékenységére. Akárcsak a korábban említett vizsgálatainkban, az ebben a kísérletben demonstrált fejlett szociális tanulási mechanizmusok is lényeges szerepet játszhatnak a kutyák viselkedésének (ember)társakkal való összehangolásában, és közreműködhetnek a kooperatív viselkedések kialakulásában.



10. ábra.

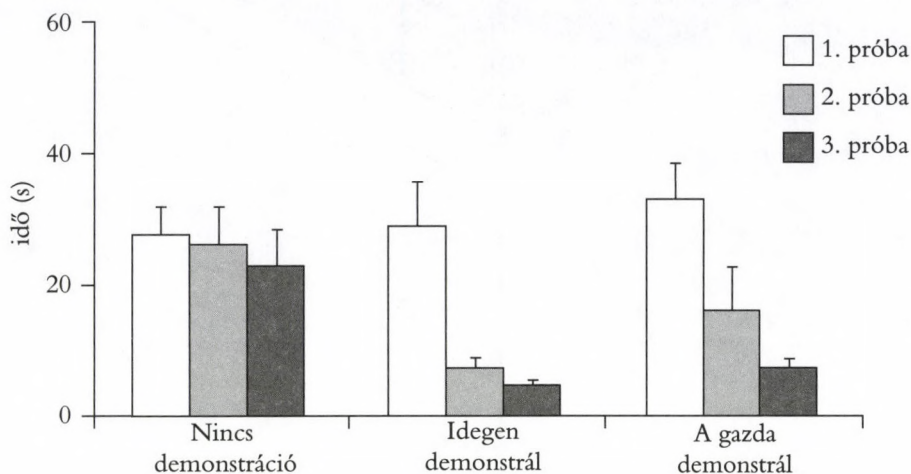
Szociális tanulás II: elkerülési feladat

Ugyanilyen eredményt kaptunk a viselkedéstudományokban hagyományosan használt „detour” feladatnál. A kutyáknak egy derékszögben elhelyezett kerítés belső sarkába tett labdát kellett a gazda felszólítására elhozni (10. ábra). Szignifikánsan csökkent a megoldás látenciája azoknál a csoportoknál, amelyek a feladat elvégzése előtt egy humán demonstrátor viselkedését figyelhették meg (11. ábra).

Szabálytanulás

A társas viselkedés és a szociális tanulás fentebb említett esetei mellett további kísérletekben vizsgáltuk azt a jelenséget, melynek lényege, hogy adott helyzetben a kutya képes viselkedési szabályokat felismerni és a helyzetnek megfelelően alkalmazni a klasszikus szociális tanulási helyzettől merőben eltérő viszonyok között is.

A tárgyállandósági képesség mérésére kialakított standard kísérleti módszerek – mint a különböző „rejtés–keresés” típusú feladatok – nem(csak) a kutya, ill. ember reprezentációs képességeit (és/vagy a deduktív következtetésekre való képességét) mérik (l. Watson et al., 2001), hanem a meg-



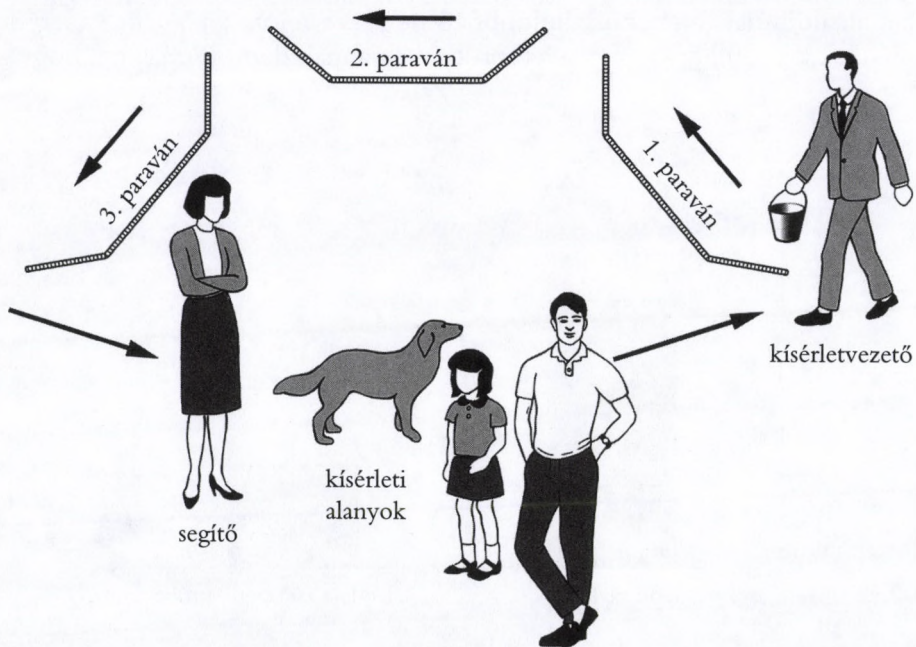
11. ábra.

Szociális tanulás II: V alakú kerítés megkerülése kutyáknál
emberi demonstráció megfigyelésével

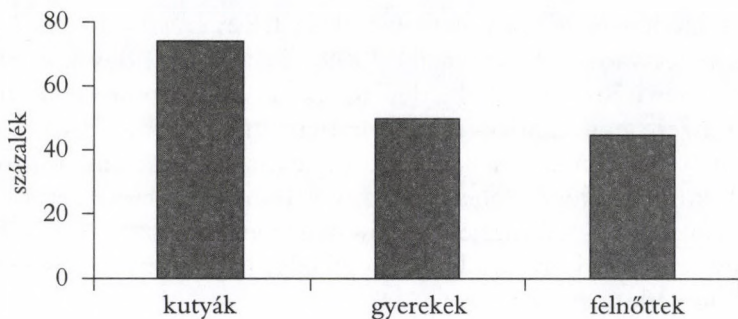
Pongrácz et al., 2001. *Anim. Behav.*

figyelt viselkedést egyes esetekben a szabály felismerésre és követésre való hajlam is befolyásolja (Topál et al., 1999). Feltehető, hogy a kutyában – melynek egyes készségei, viselkedési formái és a viselkedést kialakító szabályzórendszere egy „antropomorf” irányú, intenzív mesterséges szelekción ment át – a humán viselkedési komplexnek ez az eleme is megjelenhetett. A kutya is képes lehet arra, hogy bonyolult társas szituációkban viselkedési szabályokat ismerjen fel, és azokat alkalmazza is annak érdekében, hogy az emberi elvárásoknak megfelelő, konfliktusmentes megoldásokat találjon adott helyzetben.

Ezt demonstráló, még nem közölt kísérletünkben a kutyákat olyan feladat elé állítottuk, melyben a demonstrátor által elrejtett tárgyat kellett megkeresniük és behozniuk. A módszer lényege, hogy a demonstrátor egy tárgyat végig jól láthatóan kézben tartva, a 3 lehetséges rejtekhely valamelyikéhez odaviszi (12. ábra). A rejtés során kizárólag az adott rejtekhelyet érinti, a többiekhez nem megy oda, hanem rögtön visszajön, majd a gazda „hozd!” utasítással elengedi a kutyát. Az ilyen típusú próbák során a kutyák általában sikeresen teljesítetik a kívánt feladatot, az esetek túlnyomó több-



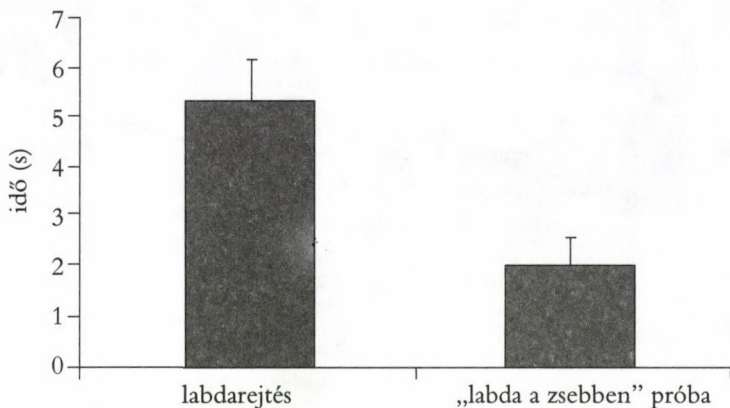
12. ábra.
Szabálykövetés: kísérleti elrendezés



13. ábra.

Szabálykövetés vizsgálata kutyán ($N=19$) és emberen ($N=43$)
Kereső viselkedést mutatók aránya a „labda a zsebben” próba során

ségében csak ahhoz a paravánhoz mennek, ahol a rejtés történt, és a tárgyat behozzák. Kisebb gyakorisággal az is előfordul, hogy bár sikeresen behozzák a tárgyat, a keresést nem a megfelelő paravánnál kezdik, hanem általában ott, ahol az előző rejtéskor volt a tárgy (perszeveratív hiba). Mindezt hat alkalommal ismétljük, különböző helyekre rejtve a tárgyat. Az eredmények azt mutatják, hogy a hat próba elég annak demonstrálására, hogy a



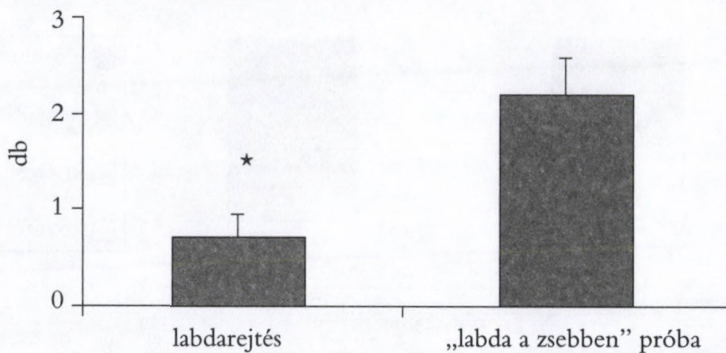
14. ábra.

Szabálykövetés vizsgálata kutyán; kereső viselkedéssel töltött idő ($N=19$, $*:p<0,01$)
Sárközi et al., 1998

kutyák gyorsan felismerik a kísérleti helyzetben rejlő feladatot, és a rejtés-keresés játék szabályainak megfelelő viselkedést produkálnak.

A hetedik alkalommal azonban módosítottunk a demonstrátor akcióján, aki a szokásos tárgyrejtési mozdulatok végrehajtása előtt a kutya szeme láttára a gazdának adta a tárgyat, majd üres, fenntartott kézzel csinálta végig ugyanazt, mint eddig. Érdekes módon ez esetben a kutyáknak mindössze kis része (17%) nem indult el keresgélni a nyilvánvalóan üres dobozok között (13. ábra). A kereső viselkedést mutatók kutyák azonban nemcsak azt a rejtekhelyet látogatták meg, ahol ez esetben az üres kezű demonstrátor járt, de egyéb helyeken is keresgéltek, sőt, többen egyáltalán nem nézték meg azt a dobozt, amit a demonstrátor ezúttal érintett. A kereséssel töltött idő és a gazdára nézések száma is jól felismerhetően jelezte a valódi keresés eseteitől való különbséget (14. és 15. ábra). Mindezt úgy értelmezhetjük, hogy a kutyák ez esetben nem a céltárgy megszerzésére irányuló feladatként fogták fel a helyzetet (ti. ez esetben helyben maradva a gazdától kell várják/kérjék a tárgyat), hanem egy rejtés-keresés szabályon alapuló játékként, ahol akkor viselkednek az elvárásoknak megfelelően, ha a megfigyelt *viselkedési szabályt* követi („keresgélés”) függetlenül a tárgy aktuális helyétől.

Alternatív magyarázatként felmerülhet az is, hogy a kutyák azért mennek el „keresni”, mert nem tudják, hogy a tesztpróba során hol is van a tárgy, esetleg azt hiszik, hogy a rejtő személy egy másik tárgyat vitt magával és rejtett



15. ábra.

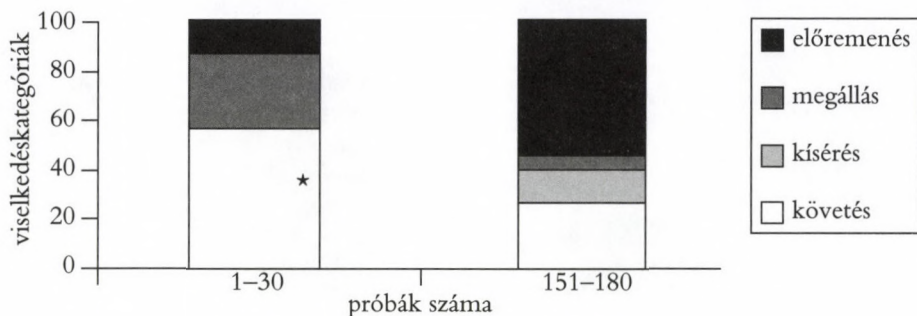
Szabálykövetés vizsgálata kutyán: Gazdára nézések száma ($N=19$, $\star:p<0,01$)

Sárközi et al., 1998.

el. Ez azonban a feladat egyszerűsége és egyértelműsége miatt egyrészt kevésbé valószínű, másrészt kontrollkísérletekkel sikerült igazolni, hogy memória, ill. reprezentációs kapacitásbeli problémákkal nem magyarázható a kutyák „üres” demonstráció esetén való keresgélő magatartása (Watson et al., 2001).

Rítus kialakulása

Az embernél a szabálykövető viselkedés jól megfigyelhető például a rítusok kialakulásán (Csányi, 2000a). Személyes rítusok kialakulhatnak kutyákon is. Felnőtt családi kutyák gazdáit kértünk meg arra, hogy szokásos sétájukból hazatérve változtassák meg addigi szokásukat, és mielőtt belépnének lakásuk ajtaján, tegyenek egy rövid kerülőutat, anélkül, hogy a pórázról előzetesen leoldott kutyával bármilyen interakcióba lépnének. A 180 alkalommal megismételt kitérő során a kutyákat megfigyeltük, és úgy találtuk, hogy ezen idő alatt viselkedésük specifikusan megváltozott. Az első és utolsó 30 próba eredményeit összehasonlítva kiderült, hogy a kitérőt demonstráló gazda viselkedésére eleinte a kutyák általában követési reakcióval válaszoltak (ti. a gazda mögött/mellett oda-vissza végigmentek), míg a demonstrációs próbák vége felé a kutyák fele átvette a gazda új szokását, és már a kerülőt demonstráló gazda előtt megtette a kitérőt. További egynegyedük is megváltoztatta eredeti viselkedését, és ahelyett, hogy végigment volna a „demonstrátor” után, az ajtóban megvárta, míg gazdája visszatér (16. ábra).



16. ábra.

Szociális tanulás vizsgálata kutyán: „rítus” kialakítása (N=8)

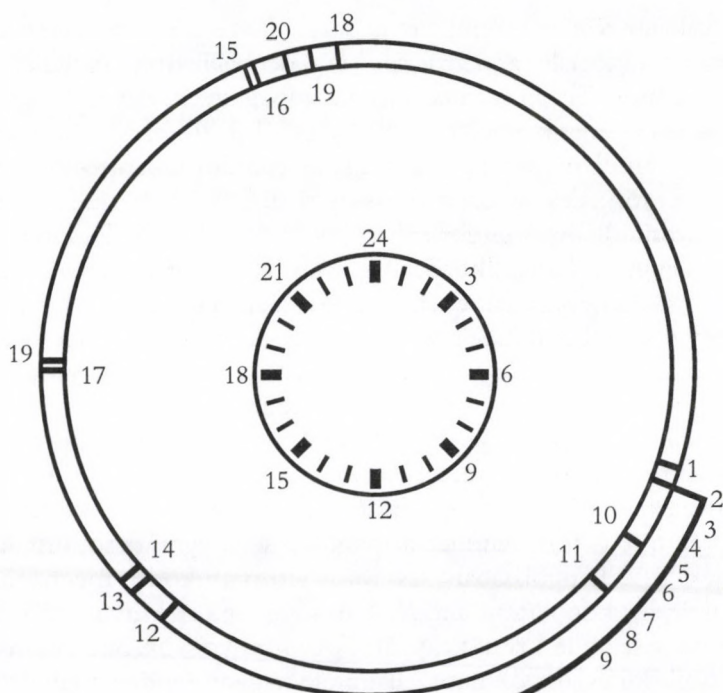
Viselkedési kategóriák megoszlása a szokás elsajátításának első és utolsó fázisában (*= $p < 0,005$)

Kubinyi et al., in prep. Anim. Cogn.

A kutyák egy részére jellemző szokáselsajátítást – mint szociális tanulási formát – olyan „szociális anticipáció”-ként definiálhatjuk, melynek lényege, hogy a sorozatos demonstrációk hatására a megfigyelő egyed képes elvárásokat kialakítani a másik viselkedésével kapcsolatban, képes ezt a viselkedést (vagy ezzel komplementer akciót) maga is reprodukálni, anélkül, hogy a társas tanulási formák esetében szükséges tényezőként feltételezett jutalom/megerősítés bármilyen formában jelen lett volna. A demonstrátor (gazda) és a megfigyelő (kutya) közötti kapcsolat fontosságára utal az a tény, hogy azok a kutyák, amelyek „átvették” a gazda által demonstrált szokást, a kötődési tesztben kevésbé mutattak idegen helyzettel kapcsolatos szorongásra utaló viselkedést azokhoz az egyedekhez képest, amelyek az egymást követő demonstrációk során leálltak, vagy végig a kezdeti követési reakciót mutatták.

A szociális anticipáció jelenségét úgy értelmezhetjük, mint egy olyan adaptációs mechanizmust, melynek révén a komplex emberi szociális környezethez alkalmazkodni kényszerülő kutya egyfajta konfliktusminimalizáló képességre tett szert. Mindez alapvetően szükséges a csoporttársak viselkedésének összehangolásában, és mint közreműködő mechanizmusnak, szerepe lehet a kooperatív akciók létrejöttében. A kutyáknál is könnyen kialakulnak viselkedési rítusok, talán észre sem vesszük őket, de a mindennapi életünk során, hacsak nem valamiféle nagyon rendezetlen életet élünk, a kutyánk is hozzászokik bizonyos akciók elvégzésének módjához, sorrendjéhez még az időpontjához is – ez valószínűleg a szabálykövetésnek is fontos összetevője. Példaképen bemutatom Jeromos napi rítusait (17. ábra):

1. Reggeli ébresztő vakkantás.
2. Beágyazási pokrócozás.
3. Kekszkérés morgással.
4. Nadrágszár-húzogatózás.
5. Elmenőben ugatás Bubunak, ha nincs kint.
6. Vizeletürítés a hídra vezető út egy bizonyos pontján.
7. Pórázcibálás a hegytetőn.
8. Pórázjáték a visszafelé vezető úton a híd elején.
9. Esős időben törülközőhózás.
10. Jeromos reggelije.
11. Ágyon fekvő simogatásra hívogatózás.
12. Délutáni sétára invitálás.
13. Vacsora kérése.
14. Vacsorakészítés közben 2 szem táp kérése a kamrában.
15. A computer vagy a TV elzárása után sétakérés.
16. Ha az előbbieket nincsenek, sétakérés.



17. ábra.
Jeromos rítusai

17. Vendég elmenetelekor a „kikísérés a lifthez” kérése.

18. Pokróckérés alváshoz.

19. Eldugós játék kérése labdával vagy a gumikrokodillal.

20. Esti falat kérése a séta végén.

(Az egyes rítusok részletes magyarázatát lásd Csányi, 2000c.)

A kutyák szabálykövető viselkedése tehát szintén a viselkedési analógiák kategóriájába sorolható.

Információcsere

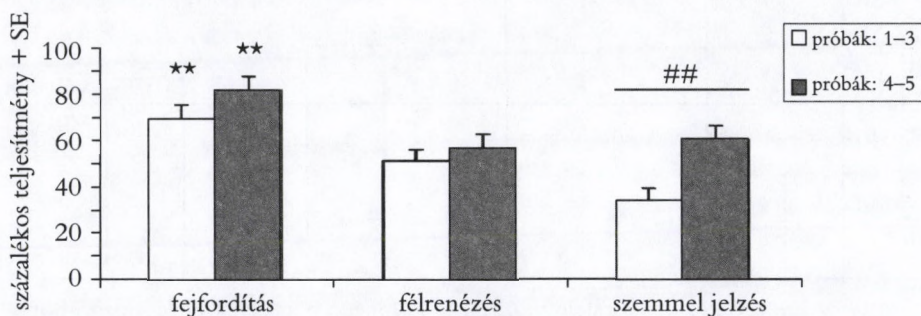
Nagyon fontos viselkedési mechanizmus az emberek közötti kölcsönhatásokban az információszolgáltatás. Az információ adása és megértése.

Bár már a viselkedéstudományok korai szakaszában vizsgálat tárgya volt az a megfigyelés, hogy egyes állatok képesek az emberi gesztusok, intenci-

onális viselkedések pontos értelmezésére (l. Okos Hans-effektus – Pfungst, 1911), a kutyák ilyen irányú képességeit a legutóbbi időkig kísérletesen nem vizsgálták. Pedig az evolúciójával kapcsolatos hipotézisből következően a kutya ideális alany az ember-állat közötti interspecifikus kommunikáció vizsgálatára, mivel az emberi szociális környezethez való adaptáció valószínűleg éppen ezeket a képességeit érintette leginkább. Természetes környezete részét képezi az emberi közösség, melyhez evolúciója során adaptálódott, s melyhez egyedi élete során is szocializálódik.

Az e téren végzett főemlős vizsgálatok ellentmondó eredményei jórészt az alanyok emberhez való szocializáltságának eltéréseire vezethetők vissza, és szembe kell, hogy nézzenek azzal a kritikával, hogy a mesterséges körülmények között emberhez szocializált főemlősök egyes kommunikatív viselkedései természetes viszonyok között értelmezhetetlen „műtermékek”. E problémákat elkerülendő, a kutya sokkal alkalmasabb alanyként jöhet számításba, nem utolsósorban azért, mert kommunikatív képességeinek vizsgálatával speciális adaptációs mechanizmusokra derülhet fény.

Kísérleteink során vizsgáltuk a kutyák azon képességét, melynek révén egy jutalommegkeresési feladatban képesek felismerni és felhasználni az ember különböző, a jutalom helyére vonatkozó gesztusait. Úgy találtuk, hogy nemcsak a – jutalom rejtkehelye felé való – mutatást, meghajlást, illetve fejbólintást képesek szinte azonnal vagy néhány próba után helyesen értelmezni, hanem olyan apró viselkedési gesztusok jelentőségét is képesek a próbák során felismerni, mint az emberi szem mozgása (Miklósi et al., 1998). E te-



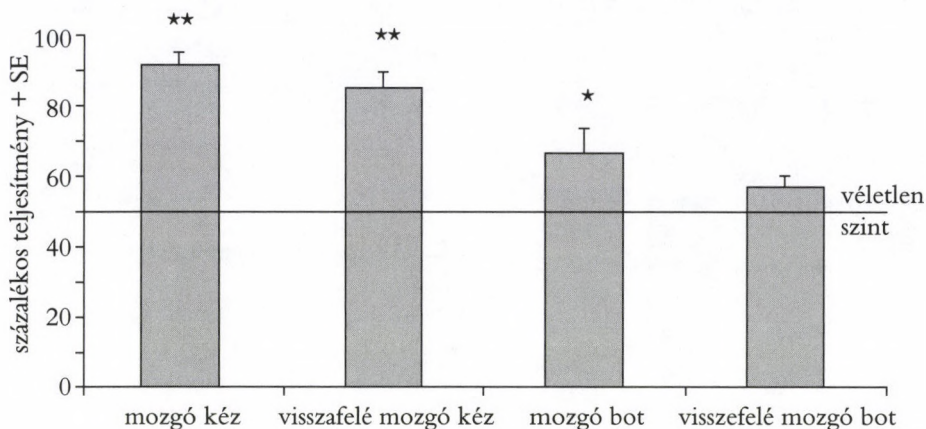
18. ábra.

Kutyák reakciója különböző emberi irányjelző gesztusokra
kétutas-választásos feladatban I. (N=14)

** $p < 0,05$ ## $p < 0,05$ Soproni et al., 2001. J. Comp. Psychol.

kintetben sokkal jobb teljesítményre voltak képesek, mint a hasonló emberi gesztusokra tréningezett majmok (Anderson et al., 1995), és teljesítményük csak az emberszabásúakéhoz mérhető, sőt azt is meghaladja (17. ábra). A kutyák teljesítményének részletes elemzésekor kiderült, hogy azokat a gesztusokat, amelyek során a jeladó személy figyelme is egyértelműen a jutalmazott edény felé irányult (mutatás+odanézés, meghajlás, fejbólintás), a kutyák gyakorlatilag kezdettől fogva helyesen értelmezték (18. ábra). Ezzel szemben azokban az esetekben, amikor a jeladó a jutalmat tartalmazó edényt csak az irány megadásával jelezte (ti. jobbra/balra horizontális fejmozgás, illetve szemfordítás), akkor a kutyáknak több-kevesebb tréningre volt szüksége a sikeres teljesítmény eléréséhez (19. ábra). Feltételezhető, hogy a kutya mint szociális faj, evolúciója során szelekíven érzékennyé vált bizonyos emberi kommunikatív gesztusokra, melyeket ennek következtében könnyebben felismer, és adott esetben képes diszkriminatív ingerként használni olyan apró viselkedési jeleket is, mint a szemmozgás. Ilyen feladatokban az emberszabásúak nem érik el a kutyák teljesítményeit (20. ábra).

Néhány hasonló vizsgálatot mások is végeztek, és úgy találták, hogy a kutyák nemcsak képesek az emberi iránymutató gesztusokat értelmezni táplálék keresésekor, hanem fordított esetben maguk is képesek a naiv személyt informálni (Hare és Tomasello, 1998).

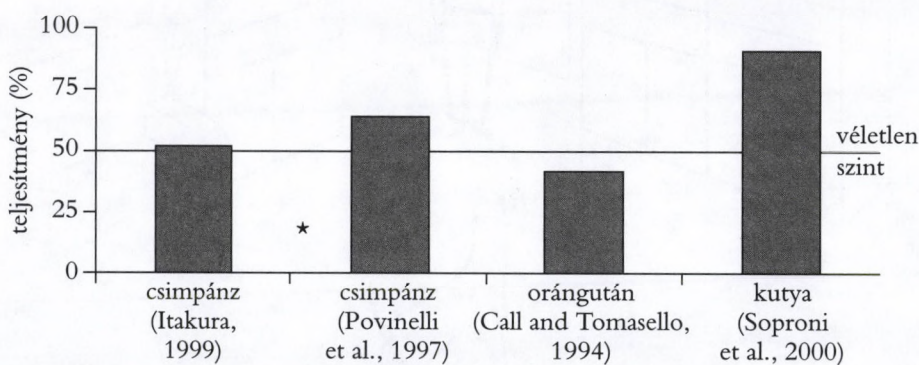


19. ábra.

*Kutyák reakciója különböző emberi irányjelző gesztusokra
kétutas-választásos tesztben II. (*= $p < 0,005$ **= $p < 0,001$)*

Soproni et al., in press, J. Comp. Psychol.

További vizsgálataink során a kutyák információszolgáltató „mutogató” viselkedését elemeztük, mely a definíció szerint egy iránymutató és figyelemfelkeltő elemeket egyaránt tartalmazó, kommunikatív akciónak tekinthető. Kísérletünkben valaki a kutya szeme láttára egy darab jutalmat helyezett el a szobában oly módon, hogy azt a kutya számára elérhetetlen magasságban lévő három doboz valamelyikébe tette (21. ábra). Azt vizsgáltuk, vajon képesek-e a kutyák kommunikatív interakciót kezdeményezni a később bejövő naiv gazdájukkal és ily módon informálni őt az elrejtett táplálék hollétéről. A gazda, illetve a kíváncsi jutalom önmagában való jelenlétének motivációs hatását kontrollálendő, külön megfigyeléseket is tervezünk, melyek során csak a gazda, illetve csak a jutalom volt a kutyával egyidejűleg jelen. Az eredmények szerint a kutyák gyakrabban pillantottak a jutalom helye felé, amikor a gazda is jelen volt, ahhoz képest, amikor csak maguk voltak a szobában az elérhetetlen jutalommal. Ugyancsak többen pillantottak a gazdára akkor, amikor jutalom is volt a szobában, ahhoz képest, amikor a dobozok üresek voltak. Abban az esetben, amikor a gazda is jelen volt, és jutalom is volt a dobozok valamelyikében, más helyzetekben nem tapasztalt viselkedés volt megfigyelhető: az orientáció gyakori váltogatása a gazda és a jutalom helye között. A gyakori tekintetváltások és a vokalizációk, melyek mindig a gazdára vagy a jutalomra nézéssel párosultak, arra engednek következtetni, hogy egyfajta funkcionálisan referenciális kommuni-



20. ábra.

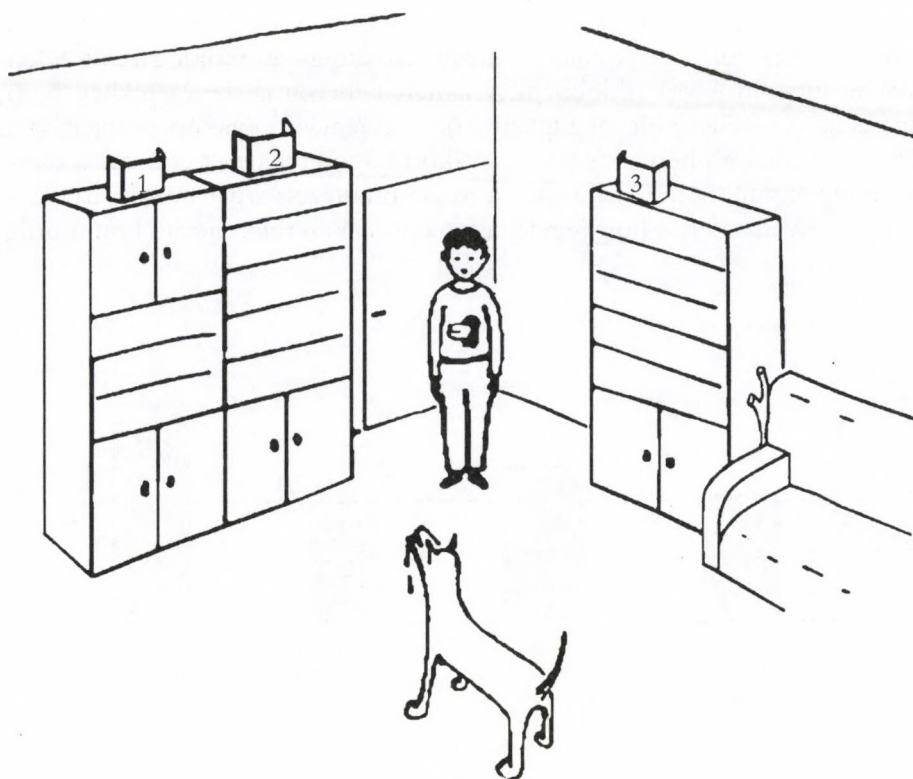
Emberszabásúak és kutyák reakciója emberi mutatóra feladathelyzetben

(*= $p < 0,01$)

Mutatás távolról (>50 cm)

kációról van szó, mely formájában hasonló ahhoz, amelyet a főemlősök esetében leírtak. Bár az eredmények nem alkalmasak arra, hogy e kommunikatív viselkedés mechanizmusait, kognitív hátterét vizsgáljuk, az adatok további megerősítését adják annak a hipotézisnek, miszerint a kutyák a domesztikáció során specifikus, kommunikációs képességeiket érintő szelekción mentek keresztül (Miklósi et al., 2000), és képesek megfelelő szociális helyzetben az ember számára értelmezhető információt szolgáltatni.

Bonyolultabb kísérleti körülmények között az is kimutatható, hogy a kutyák képesek a velük együttműködő ember lehetséges elmeállapotát is értelmezni. Az előbb bemutatott kísérleti situációt tovább bonyolítottuk azzal, hogy a kísérletvezető által a gazda távollétében elrejtett jutalomfalat-



21. ábra.

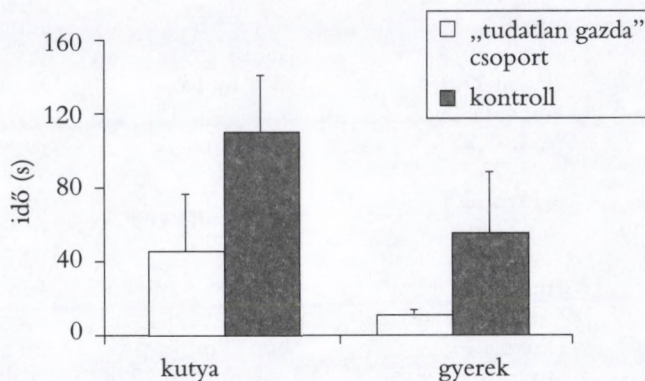
A kutyák információt adnak: kísérleti séma

hoz csupán egy bot segítségével lehetett hozzáférni, tehát a gazdának a botot is meg kell keresnie, ha az is el van rejtve. Ilyen esetekben megfigyelhető, hogy a kutyák először a bot rejtekhelyét jelzik, és csak azután a jutalomfalatét. Továbbá, ha a gazda megfigyelheti a bot áthelyezését, akkor a kutyák ezt a másodlagos helyzetjelzést nem alkalmazzák (22. és 23. ábra).

A fentiek és még számos egyéb vizsgálatunk azt támasztja alá, hogy az információcsere az ember és a kutya között szintén az analóg viselkedésformák közé sorolható.

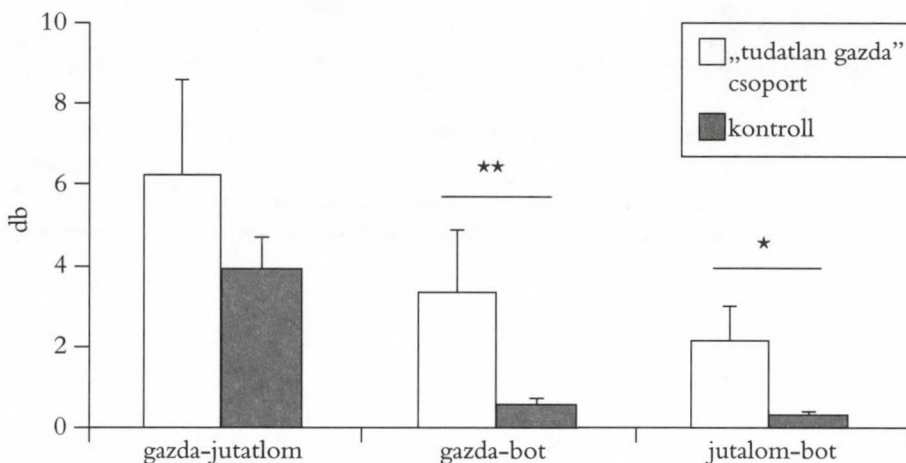
Kommunikáció

A szociális megértés legfejlettebb formája az embernél a nyelvi kompetencia révén alakult ki. Bonyolult kísérleteket és még sok munkát igényel annak vizsgálata, hogy a kutyák a vokális nyelvi jelzések megértésének milyen fokára jutottak el. Nyelvi kompetenciájuk nyilvánvalóan nincsen, de valószínű, hogy a szavak, utasítások megértésében fejlett szociális intelligenciájuk segítségével többre jutottak a jelekre történő egyszerű kondicionálhatóságnál. Vizsgáltunk, hogy a gazdák véleménye szerint milyen mértékű az utasító vagy irányító szavak megértése (24. és 25. ábra). A gazdák megítélése szerint eléggé reálisnak tűnik, a kutyák átlagban mintegy harminc-negyven



22. ábra.

Szociális megértés I.: A bot helyének mutatói látenciája kutyák (N=13) és gyerekek (N=11) esetében az „áthelyezett bot” próba során Virányi et al., 2000.



23. ábra.

Szociális megértés II.: a kutyák tekintetváltásának gyakorisága az „áthelyezett bot” próba során

(*: $p < 0,1$ **: $p < 0,03$)

Virányi et al., 2000.

nem 97,5	ereszd 40	állj meg 17,5	megjött 10
gyere 90	tiéd/egyél 37,5	pacsi 17,5	ki az? 10
ül 90	„gazda” 35	nincs több 15	kész 10
fekszik 77,5	megyünk 32,5	fogd 15	pisilj 10
keresd/hol van? 75	menj ki 30	figyelj 15	rongy 10
labda 65	ott... 30	karika 15	lefekvés 10
cica 62,5	lassan 27,5	akadály 15	kerülj 10
hozd 57,5	menj be 25	vacsi/kaja 15	igyl 7,5
marajd 57,5	„kuss” 25	kulcs 15	játsszunk 7,5
másik ember 57,5	várj 25	póráz 15	vidd 7,5
mehetsz 52,5	vissza 22,5	csoki 15	jössz velem 7,5
„másik kutya” 50	áll 22,5	asztal 12,5	nyuszi 7,5
séta/jössz? 47,5	ugass 22,5	föl 12,5	hátra 7,5
helyedre 45	fuss 22,5	bal/jobb 12,5	szimat 7,5
„ápolás” 45	itthon maradsz 20	jól van 12,5	merre? 7,5
kérsz? 42,5	kúszik 20	bot 12,5	mindjárt 5
lábhoz 42,5	tovább/előre 20	doktor bácsi 12,5	szlalom 5
hopp 40			mit szeretnél? 5

24. ábra.

A kutyák által „megértett” egyes kifejezések listája

Pongrácz et al., 2001a. Curr. Psychol. Cogn.

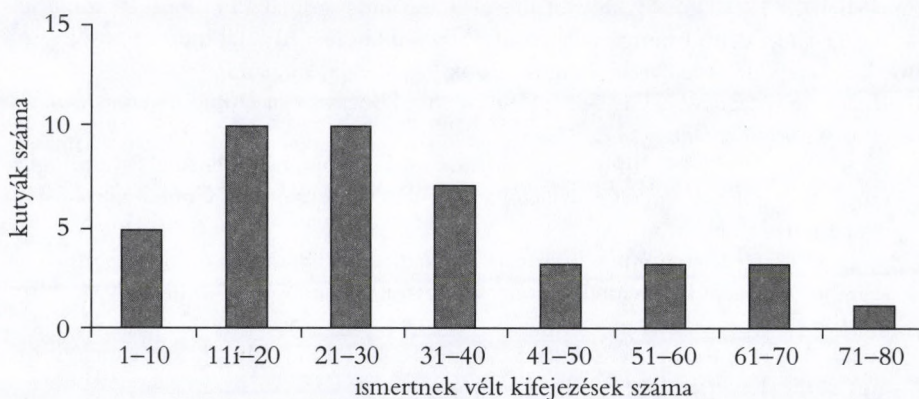
szót értelmeznek megfelelően, ami eléggé szerény teljesítmény a nyelvtanítási kísérletekben részt vevő emberszabású majmok és mondjuk, az afrikai szürkepapagáj száz-kétszáz jelre kiterjedő teljesítménye mellett. Ez természetesen nem zárja ki, hogy az egyéb jeleket is felhasználó szociális megértésben esetleg a kutyák viszik el a pálmát (Pongrácz et al, 2001a).

Konklúziók

Sok éves munkánk eredményei megerősítik a kiindulási hipotézist: kimutathatók bizonyos viselkedési analógiák az ember és a kutya között, ezek a következők:

1. Különleges kötődés az emberhez;
2. Kiegészítő kooperáció dominanciaváltogatással;
3. Szociális tanulás;
4. Szabálykövetés, rítusok kialakulása;
5. Információcsere;
6. A rítus mint a kommunikáció protoformája;
7. Fejlett szociális megértés.

A viselkedési analógiák kialakulásának alapján az emberi viselkedés evolúciójának korai, nyelv előtti szakasza is modellezhető. Egy ilyen modell



25. ábra.

Hány kifejezést ért meg a kutya a gazdák véleménye szerint?
Pongrácz et al., 2001a. Curr. Psychol. Gogn.

elkészítése folyamatban van, de már most látható, hogy a modellben nem egyetlen kiválasztott tulajdonságra, mint a nyelvi kompetencia vagy a szerzőszámhasználat alapítjuk az emberré válás viselkedésevolúciós változásait, hanem több látszólag kevésbé fontos tulajdonságra, mint a kötődés, dominanciaváltás, szociális tanulás, szabálykövetés és persze legelsősorban a szociális megértés. A szociális megértés, amely az előbbi komponenseket mintegy magában foglalja kerete, szelekciós komplexek lehetett az emberi viselkedésevolúciónak és elvezethetett a komplexebb tulajdonságok, mint például a nyelv és a kultúra megjelenéséhez is. Ha ez az új felismerés valós, akkor a kutyákon végzett megfigyeléseink fontos támpontokat szolgáltatnak kialakításához.

Irodalom

- Ainsworth, M. D. S. (1969): Object relations, dependency and attachment: A theoretical review of the infant-mother relationship. *Child Development*, 40, 969–1025.
- Andersen, J. R., Sallaberry, P. and Barbier, H. (1995): Use of experimenter given cues during object choice tasks by capuchin monkeys. *Anim. Behav.* 49, 201–208.
- Bányai, É. I. (1992): Toward a social psychobiological model of hypnosis. In *Theories of hypnosis: current models and perspectives*. Lynn, S. J. and Rhue, J. (Eds.). New York, Guilford Press
- Beljaev, D. K. and Trut, L. N. (1975): Some genetic and endocrine effects of selection for domestication in silver foxes. In M. W. Fox (ed.): *The Wild Canids*. Van Nostrand Reinhold, New York, 416–426.
- Ben-Michael, J. (1995): Quality of life of companion animals. In *Animals, health and quality of life*. VIIth International Conference on Human Animal Interactions, 24–25.
- Bowlby, J. (1972): *Attachment*. Penguin Book, Middlesex, England
- Bradshaw, J. W. and Wickens, S. M. (1992): Social Behavior of Domestic Dogs. *Tijdschrift voor Diergeneeskunde*, 117, 50–52.
- Collis, G. M. (1995): Health benefits of pet ownership: attachment vs. Psychological support. In *Animals, health and quality of life*. VIIth International Conference on Human Animal Interactions, p. 7.
- Coppinger, R. P., Glendinning, J., Torop, E., Matthey, C., Sutherland, M. and Smith, C. (1987): Degree of Behavioral neoteny differentiates canid polymorphs. *Ethology*, 75, 89–108.
- Crandall, R. L., Ludenberg, K. A. and Wayne, R. K. (1997): Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science*, 276, 1687–1689.
- Csányi V. (1979): *Az evolúció általános elmélete*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 154 o.
- Csányi, V. (1980): The General Theory of Evolution. *Acta Biol. Hung. Acad. Sci.*, 31, 409–434.

- Csányi, V. (1989): *Evolutionary systems and society: a general theory*. Duke University Press, Durham, pp. 304.
- Csányi, V. (1992a): The Brain's Models and Communication. In Thomas A. Sebeok and Jean Umiker-Sebeok (eds.): *The Semiotic Web*. Moyton de Gruyter, Berlin, 27–43.
- Csányi, V. (1992b): Ethology and the rise of the conceptual thoughts. In J. Deely (ed.): *Symbolicity*. University Press of America. Lanham MD., 479–484.
- Csányi, V. (1992c): Nature and origin of biological and social information. In K. Haefner (ed.): *Evolution of Information Processing Systems*. Springer, Berlin, 257–281.
- Csányi V. (1994): *Etológia*. Nemzeti Tankönyvkiadó, Budapest, pp. 755.
- Csányi, V. (1996): Organization, function, and creativity in biological and social Systems. In K. E. Boulding and E. L. Khalil (eds.): *Evolution, Order and Complexity*. Routledge, London, 146–181.
- Csányi V. (1999): *Az emberi természet: Humánetológia*. Vince Kiadó, Budapest, pp. 308.
- Csányi V.–Miklósi Á. (1998): A kutya mint a korai evolúció modellje. *Magyar Tudomány*, 63.
- Csányi V. (2000a): A kognitív funkciók fejlődése: rítus, szabály, idő. *Replika*, 40, 145–165.
- Csányi, V. (2000b): The „human behavior complex” and the compulsion of communication: key factors of human evolution. *Semiotica*, 128–3/4, 45–60.
- Csányi V. (2000c): *Bukfenc és Jeromos*. Vince Kiadó, Budapest
- Donald, M. (1991): *Origins of the modern mind*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
- Dugatkin, L. A. (1997): *Cooperation Among Animals*. Oxford University Press
- Dunbar, R. (1996): *Grooming, gossip and the language*. Faber and Faber, London
- Frank, H. (1980): Evolution of Canine Information Processing under Condition of Natural and Artificial selection. *Z. Tierpsychol.*, 53, 389–399.
- Frank, H. and Frank, M. G. (1985): Comparative manipulation-test performance in ten-weel old wolves (*Canis lupus*) and alaskan malamutes (*Canis familiaris*): A piagetian interpretation. *J. Comp. Psychol.*, 99, 266–274.
- Frank, H. and Frank, M. G. (1987): The University of Michigan Canine Information Processing Project (1979–1987). In H. Frank (ed.): *Man and Wolf*. Dr W. Junk Publishers, The Netherlands, 143–167.
- Frank, H., Frank, M. G., Hasselbach, L. M. and Littleton, M. D. (1989): Motivation and insight in wolf (*Canis lupus*) and alaskan malamutes (*Canis familiaris*): Visual discrimination learning. *Bull. Psychonom. Soc.*, 27, 455–458.
- Fox, M. W. (Ed.) (1975): *The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York
- Gácsi, M., Topál, J., Miklósi, Á., Dóka, A., & Csányi, V. (2001): Attachment behaviour in adult dogs living in rescue centres: Forming new bonds. *Journal of Comparative Psychology*, 115 (4), 423–431.
- Hare, B. and Tomasello, M. (1998): Domestic dogs (*Canis familiaris*) use human and conspecific social cues to locate hidden food. *J. Comp. Psychol.*, 113, 173–177.

- Kubinyi, E., Miklósi, Á., Topál, J. and Csányi, V. (2002a): Allomimetic behaviour and social anticipation in dogs: preliminary results. *Animal Cognition* (in press)
- Kubinyi, E., Topál, J., Miklósi, Á. and Csányi, V. (2002b): Social learning in dogs: The effect of human demonstrator on the acquisition of a manipulative task. *Journal of Comparative Psychology*, 116 (in press).
- Lorenz, K. (1975): *Introduction*. In M. W. Fox (Ed.): *The Wild Canids: Their Systematics, Behavioral Ecology and Evolution*. Van Nostrand Reinhold Co., New York
- McKinley, J. and Sambrook, T. D. (2000): Use of human-given cues by domestic dogs (*Canis familiaris*) and horses (*Equus caballus*). *Anim. Cogn.*, 3, 13–22.
- Mech, L. D. (1970): *The Wolf: The ecology and Behavior of an Endangered Species*. University of Minnesota Press, Minneapolis
- Miklósi Á., Polgárdi, R., Topál, J. and Csányi, V. (1998): Use of experimenter-given cues in dogs. *Animal Cognition*, 1, 113–121.
- Miklósi, Á., Polgárdi, R., Topál, J. and Csányi, V. (2000): Intentional behaviour in dog-human communication: An experimental analysis of 'showing' behaviour in the dog. *Animal Cognition*, 3, 159–166.
- Mundinger, P. C. (1980): Animal cultures and a general theory of cultural evolution. *Ethol. Sociobiol.*, 1, 183–223.
- Naderi, Sz., Miklósi, Á., Dóka, A. and Csányi, V. (2001): Co-operative interactions between blind persons and their dogs. *Applied Animal Behaviour Science*, 181 (1), 1–22.
- New, J. C. (1995): Quality of Life of companion animals. In *Animals, health and Quality of Life*. VIIth International Conference on Human Animal Interactions, 24–25.
- Nobis, G. (1979): Der älteste Haushund lebte vor 14.000 Jahren. *UMSHAU*, 19, 215–225.
- Nott, H. M. R. and Bradshaw, J. W. S. (1993): Companion animals. In S. D. Wratten (Ed.): *Video techniques in animal ecology and behaviour*. Chapman and Hall, London
- Olsen, S. J and Olsen J. W. (1977): The Chinese Wolf, Ancestor of New World Dogs. *Science*, 197, 533–535.
- Peters, R. (1979): Mental Maps in Wolf Territoriality. In Klinghammer, E. (Ed.): *The Behavior and Ecology of Wolves*. Garland STPM Press, New York.
- Pfungst, O. (1911): *Clever Hans. The horse of Mr. von Osten*. Henry Holt, New York
- Pongrácz, P., Miklósi, Á. and Csányi, V. (2001a): Owner's beliefs on the ability of their pet dogs to understand human verbal communication: A case of social understanding. *Current Psychology of Cognition*, 20, 87–107.
- Pongrácz, P., Miklósi, Á., Kubinyi, E., Gurobi, K., Topál, J. and Csányi, V. (2001b): Social learning in dogs: the effect of a human demonstrator on the performance of dogs in a detour task. *Animal Behaviour*, 62, 1109–1117.
- Reynolds, P. C. (1993): The complementation theory of language and tool use. In Gibson, K. R. and Ingold, T. (Eds.): *Tools, language and cognition in human evolution*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 407–429.
- Riedl, R. (1978): *Order in living Organisms*. John Wiley, New York
- Serpell, J. (1995): *The domestic dog*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 8.

- Sheldon, J. W. (1992): *Wild dogs. The natural History of the Nondomesticated Canidae*. Academic Press, New York
- Soproni, K., Miklósi, Á., Topál, J. and Csányi, V. (2001): Comprehension of human communicative signs in pet dogs. *Journal of Comparative Psychology*, 115 (2), 1–5.
- Soproni, K., Miklósi, Á., Topál, J. and Csányi, V. (2002): Dogs' responsiveness to human pointing gestures. *Journal of Comparative Psychology*, 116, 27–34.
- Tomasello, M. and Call, J. (1997): *Primate cognition*. Oxford Univ. Press., Oxford
- Topál, J., Miklósi, Á. and Csányi, V. (1997): Dog-human relationship affects problem solving behaviour in the dog. *Anthrozoös*, 10, 213–223.
- Topál, J., Miklósi, Á., Dóka, A. and Csányi, V. (1998): Attachment behaviour in the dogs: a new application of the Ainsworth's Strange Situation Test. *Journal of Comparative Psychology*, 12 (3), 219–229.
- Topál, J., Csányi, V. and Gácsi, M. (1999): The role of social rules in object permanence tasks: a comparative study on dogs and humans. *Humans & Other Species*, 10 (1), 21.
- Vilá, C., Savolainen, P., Maldonado, J. E., Amorim, I. R., Rice, J. E., Honeycutt, W. al, F. B. M., de and Lanting (1997): *Bonobo: The forgotten ape*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 210.
- Watson, J. S., Gergely, Gy., Topál, J., Gácsi, M., Sárközi, Zs. and Csányi, V. (2001): Distinguishing logic versus association in the solution of an invisible displacement task by children and dogs: Using negation of disjunction. *Journal of Comparative Psychology*, 115 (3), 219–226.

Falus András

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

HISZTAMIN, A METABOLOM RÉSZE

Elhangzott 2001. október 16.

A hisztamin, amit először Dale írt le 1910-ben, a hisztidin aminosav dekarboxilálása nyomán keletkezik, és általános jelentőségű mediátor sajátosságokkal rendelkezik. Ezek közül a legismertebbek a simaizomkontrakció, a hajszálerek tágulata, a gyomorsav-elválasztás fokozása, a gyulladás és az immunválasz befolyásolása, valamint a neurotranszmitter-funkció. Bár már 1963-ban észlelték (Kahlson et al.), csak mintegy tíz éve kezdték komolyabban vizsgálni a hisztaminnak a sejtosztódásra (embrionális fejlődés, szövetregeneráció, daganatok stb.) gyakorolt hatását.

A hisztamin legnagyobb mennyiségben a hízósejtekben és a bazofil granulocitákban található. Keletkezésében a piridoxálfoszfát koenzimet használó hisztidin-dekarboxiláz (HDC) enzim döntő jelentőségű, ez a filogenetikailag nagymértékben konzervált enzim az egyetlen, ami a hisztamin képzésében részt vesz. A HDC a hízósejtek és a bazofil granulocitákon kívül sok más sejtben, így limfocitákban, makrofágokban, illetve gyakorlatilag minden benignus és malignus osztódó sejtben kimutatható. A HDC harmadlagos térszerkezetének feltárását munkacsoportunk nemrég kezdte el. A hisztamin lebontásában két enzim, a diaminoxidáz és a hisztamin-N-metil transzferáz vesz részt.

Hisztamin és az immunválasz

Az 1980-as évek elején munkánkat Merétey Katalinnal a T-sejtek mitogénválaszának befolyásolásán keresztül kezdtük el. Hamarosan kiderült, hogy a hisztamin gátolja a T-sejtek osztódását és aktiválódását. Később, a '80-as évek közepén elsőként mutattuk ki, hogy a hisztamin egérmakrofágokban befolyásolja a komplement C3 génexpresszióját és termelődését, mégpedig a H2 receptoron (H2R) át gátolja, a H1R-en keresztül pedig serkenti azt. Kiderült, hogy a hisztamin befolyásolja az interleukin (IL)-1, illetve az interferon hatását a komplementfehérjék szintézisére.

„Nem konvenciális” hisztamintermelés makrofágokban és dendritikus sejtekben

In vitro körülmények között emberi monociták monocitakolónia-stimuláló faktor (M-CSF) jelenlétében makrofágokká, IL-4 és granulocita-monocita (GM) CSF hatására dendritikus sejtekké differenciálódnak. Ennek során nő bennük a HDC-kifejeződés és a hisztamin mennyisége. Utóbbi autokrin módon érvényesülő biológiai jelentőségére abból is lehet következtetni, hogy hisztaminantagonistákkal a fejlődési-differenciálódási markerek kifejeződése és a sejtek érése gátolható.

Hisztamintermelés melanómában

Az egyik legveszélyesebb rosszindulatú emberi daganat, a melanoma (festékes bőrrák) meglepően magas mennyiségben HDC-t és ennek megfelelően sok hisztamint tartalmaz. A jelenség funkcionális jelentőségét muttja, hogy HDC-re specifikus antiszenz oligonukleotidokkal sikerült a melanomasejtek osztódását gátolni. Később kiderült, hogy a hisztamin a H2R-en át inkább emeli, H1R-en át pedig gátolja a melanomasejtek osztódását. Ugyanerre a következtetésre jutunk, ha *in vivo* kísérletekben, amikor immunhiányos (SCID) egereken növesztünk emberi melanomasejteket, a H2 antagonisták markáns tumorgátló és a túlélést emelő sajátosságait tapasztaljuk. Emellett a melanómában az endogén hisztamin lokálisan gátolja az in-

terferon- és serkenti az IL-6 szintet, ami helyi Th2-polarizációt, azaz az antitumorimmunitás gyengülését eredményezi.

In vivo modell: HDC „knock-out” egér

Munkánk során a hisztamin jelentőségét egy olyan egérmodellen is vizsgáltuk, ahol az embrionális őssejtben homolog rekombinációval az ép HDC-gént kicseréltük egy a koenzimet kötő exont nem tartalmazó, inaktív formára. A HDC^{-/-}-egér szervezetében nincs hisztamin, de a táplálékkal felvett hisztamin kimutatható, sőt a hisztaminhiány okozta fenotípusváltozások jelentős része „külső” hisztaminnal megszüntethető. Ez a tény egyben azt jelenti, hogy a hisztaminhiány okozta fenotípusok a kis molekulású (112 dalton) hisztamin táplálékból való visszavonásával tetszés szerint indukálhatók.

A hisztaminhiány eddig főként fenotípusos elváltozásai (a teljesség igénye nélkül) az alábbiak:

- hisztaminmentes tápon tartott terhességek nyomán az F2 szegregációja „nem Mendeli”, sokkal (kb. 10x) kevesebb homozigóta HDC-deficiens egér születik az elméletileg várt értéknél;
- hisztaminmentes tápon a H2R expressziója szervspecifikusan csökken, a H1R-kifejeződés nem változik;
- jelentősen csökken a gyomorban a HCl-termelődés, de a gasztrin-szintézis fokozódik;
- az „allergiás” bőrgelenségek teljes hiányát tapasztaljuk;
- nagymértékben csökkent a hízósejtek száma, granulációja és enzimatartalma;
- a csontvelői regeneráció szubletális besugárzás után lelassult;
- a thymusban csökkent a CD4+, illetve a CD8+ sejtek aránya, és csökkent a kettős pozitív (CD4+CD8+) sejtek apoptózisa;
- csökkent a perifériás T-sejtek mitogénreaktivitása;
- jelentősen emelkedett számos autoantitest szintje;
- csökken az IL-6 szintje, emelkedik az IL-6 receptor expressziója, csökken számos akut fázis fehérjeszintje (ez a hatás is csak hisztaminmentes tápon érvényesül);
- nő a Chlamydia- és az E.coli- fertőzések elleni védetség mértéke;
- nő a csontok kérgi állományának denzitása, az állatok rezisztensebbek az ovariectomiával (alacsony ösztrogénszint) kiváltott csonttritkulással szemben;

- igen magas a leptinszint, feltehetően a hisztamintermelő és a leptint megkötő hipotalamikus sejtek hisztaminhiánya nem teszi lehetővé a feed-back regulációt, az állat lényegében leptinrezisztens;
- fájdalomingerre emelkedik az agykamrák körüli endimasejtek aktivitása (c-fos);
- megfordul az állatok alvás-ébrenléti ciklusa, csökken az éjszakai motilitás.

Expressziós profilvizsgálat microarray-(csip) analízissel

A rendkívül színes fenotípus-eltérések további gének eltéréseit is sejtetik. Egy teljes/ebb/ kép érdekében három független microarray-rendszerrel (Atlas, Incyte és az MTA SZBK által fejlesztett) egér-cDNS array-t, illetve csipeket használtunk.

Ennek során 588 (Atlas), 3200 (SZBK), illetve 9888 (Incyte) egérgén expresszióját hasonlítottuk össze a HDC- (hisztamin) hiányos és hasonló genetikai hátterű, ép HDC-vel rendelkező egereken, első lépésben a teljes embrióban. Bár még csak az eredmények értékelésének kezdetén tartunk, látszik, hogy a gének 3–8%-a esetében az expresszió jelentősen változik, kb. egyenlő arányban pozitívan és negatívan. A hisztaminhiány miatt módosuló gének funkciójának megértése és számos EST („expressed sequenced tag”) annotációja (génekhez rendelése) folyamatban van.

Hisztamin mint a metabolom része

A metabolom mindazon kis molekulásúlyú anyagok (aminosavak, aminok, pl. hisztamin, nukleotidok, monoszacharidok, lipidszármazékok) összessége, metabolit-készletei, amelyek minden sejtben a normális anyagcsere feltételeiként vannak jelen. Az elmúlt 1–2 évben elsősorban bakteriológiai kísérletekben kiderült, hogy a (ma még csak nehézkesen mérhető) metabolom arányai a sejtek denzitásával változnak, és ezek a metabolom poolok reprodukálhatóan jellemzik a sejtek állapotváltozásait. Minthogy a „genom” (a gének összessége), a „transzkriptom” (a mRNS-ek összessége) és a „proteom” (a fehérjék összessége) szoros kapcsolatban áll a kisebb molekulásúlyú molekulákkal, a metabolommal, ez mintegy „közegként” szolgál a makro-

molekuláris változások hátterében. A metabolomkutatás ma még metodikai és koncepcionális elégtelenségek miatt ott tart, ahol a 20. század negyvenes éveiben a nukleinsav-biokémia. Mindazonáltal abból extrapolálva, hogy egy ilyen kis molekulású anyag, mint a hisztamin, mekkora funkcionális jelentőséggel bír (és hiánya mennyi markáns fenotípusváltozást idéz elő), e sorok írója feltételezi, hogy a hierarchikus szabályozási rendszer (DNS-mRNS-fehérje) mellett egy, azzal kapcsolatban levő, második „metabolom-szintű” regulációs rendszer is működik az élő sejtekben. Ennek kutatása a „posztgenomikus éra” egyik izgalmas kihívásának ígérkezik.

Tervek

Munkatársaimmal együtt, három szinten szeretnénk munkánkat folytatni:

A hisztaminhiányos egérmodellen elsősorban onkológiai és immunológiai (fertőzés, autoimmunitás, allergia) kísérleteket szeretnénk kivitelezni, hogy jobban megértsük a hisztamin szerepét ezen folyamatokban.

A microarrayeken végzett expressziós profilvizsgálatok eredményeit nyilvános adatbank formájában kívánjuk közzétenni a világhálón, és egyes gén-csoportok (pl. osztódásszabályozó gének) annotációját szeretnénk elvégezni.

A metabolomkutatás során egyéb biológiai aminosavak szerepét is szeretnénk tanulmányozni, elsősorban immunológiai és daganatos rendszerekben. A hisztamin kutatás mára elérkezett az immungenomika és az immuninformatika („immunomika”) korszakába, munkánkat ebbe az irányba folytatjuk.

Köszönetemet fejezem ki összes múltbéli és jelenlegi, hazai és külföldi munkatársamnak és családomnak.

Gráf László

AZ MTA RENDES TAGJA

40 ÉV NEMZETI KUTATÁS: AZ ENDORFINOKTÓL AZ AGYI TRIPSZINIG

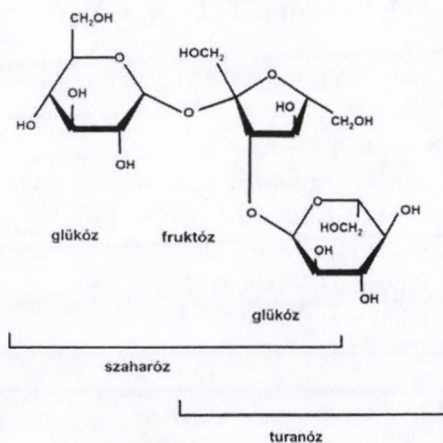
Elhangzott 2002. június 6-án

Tisztelt Elnök Úr, Biológiai Osztály, Hölgyeim és Uraim, Barátaim!
1994. április 19-én tartottam levelező akadémiai székfoglalómat. A címe ez volt: *Egy cukor, egy peptid, egy fehérje*. A melezitóz-triszacharid helyes szerkezetének a bemutatásával édesapám emléke előtt tisztelegtem. (1–2. ábra.)



A MELEZITÓZ HELYES SZERKEZETE

(Pacsu, Wilson és Graf, 1939)



1–2. ábra. Id. Gráf és melezitóz szerkezete

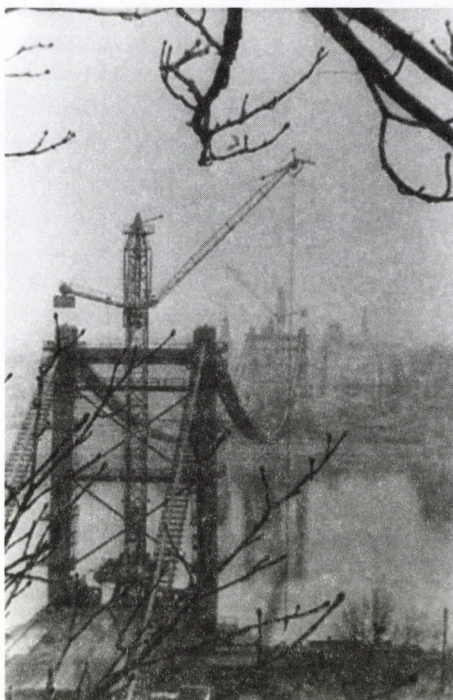
klónozását követően bekapcsolódhattam az akkor ugyancsak úttörő törekvésnek számító fehérjemérnöki munkába, hazajöveletem előtt támadt az az ötletem, hogy az új technológiát föl kellene használni annak vizsgálatára, valójában mi okozza a két közeli rokonságban álló proteáz, a tripszin és kimotripszin, markánsan eltérő szubsztrátspecifitását. Az irodalom szerint ezt ugyanis a szubsztrátkötő zsebek alján elhelyezkedő aszparaginsav (a tripszin esetében), illetve az ezt helyettesítő szerin (a kimotripszin esetében) magyarázza. A szerkezetek egyébiránt szinte megegyeznek. A tényleges laboratóriumi munka, amit már Budapesten, az ELTE Biokémiai Tanszékén végeztünk el, a tripszin aszparaginsavának szerinre való cseréje volt (4). Ettől ugyanis a tripszin kimotripszinszerű enzimmé történő átalakulását vártuk. Ez ugyan nem következett be, inaktív mutánszhoz jutottunk, vagy talán éppen ezért a kísérlet a fehérjetudománnyal foglalkozó tankönyvek egyik klasszikus esettanulmányává vált. Való igaz, csaknem egy évtized próbálkozásainak köszönhető, itthon és San Franciscóban, hogy tizenegy további mutációval a tripszint kimotripszinszerű enzimmé sikerült átalakítani (5). Ezek a mutációk, három kivétellel, kívül esnek a proteáznak a szubsztráttal közvetlenül érintkező régióján. Abban a doménban találhatók, amely a tripszinogén aktiválódása során szerkezeti átalakuláson megy keresztül. Az én mindmáig bizonyításra váró teóriám az, hogy az aktivációs domén tripszin és kimotripszin esetében eltérő flexibilitása áll a szubsztrátspecifitás hátterében (6). A szubsztrátspecifitás megváltoztatása ezért igényelte a szubsztrátkötő helynél kiterjedtebb domének cseréjét.

Levelező tagsági székfoglalóm föllevenítésével az volt a fő célom, hogy világossá tegyem, a mai előadás tárgya eltér a korábbitól.

A mai délelőttön a pályámon eltöltött csaknem negyven év esszenciáját szeretném átnyújtani Önöknek. S az ilyen tömörítés, mint tudjuk, gondos mérlegelést igényel. Ezért a téma kiválasztásakor két módszert is alkalmaztam: egy szubjektív metódust és egy objektívet. A szubjektív módszer véletlenül adódott. Nemrégiben rábukkantam egy már-már elfeledett, akkor igen kedves fotómra. Az épülő Erzsébet hídról készült, a fotó hátlapján látható ceruzairás szerint 1962 márciusában. Másodéves vegyész hallgatóként ekkortájt döntöttem el, hogy biokémiával fogok foglalkozni. Néhány hete, egy derűs vasárnap reggelen, elhatároztam, hogy megcsinálom a fotó hasonmását. Csaknem egy órát bolyongtam a lépcsőkön, amíg Szent Gellért püspök szobra alatt megtaláltam a helyet, ahonnan az eredeti felvétel készült. S amikor nagy nehezen rábukkantam, belém hasított a felismerés fájdalma: negyven éve nem jártam ezen a helyen! (4. ábra.) Kérem, ha az eltelt évtizedek szépsége és értelme felől támad kételyük,

ajánlom ezt a módszert: térjenek vissza életük egy valamely oknál fogva izgalmas, de mégis feledésbe merült helyszínére! Mai előadásomban én is ezt fogom tenni.

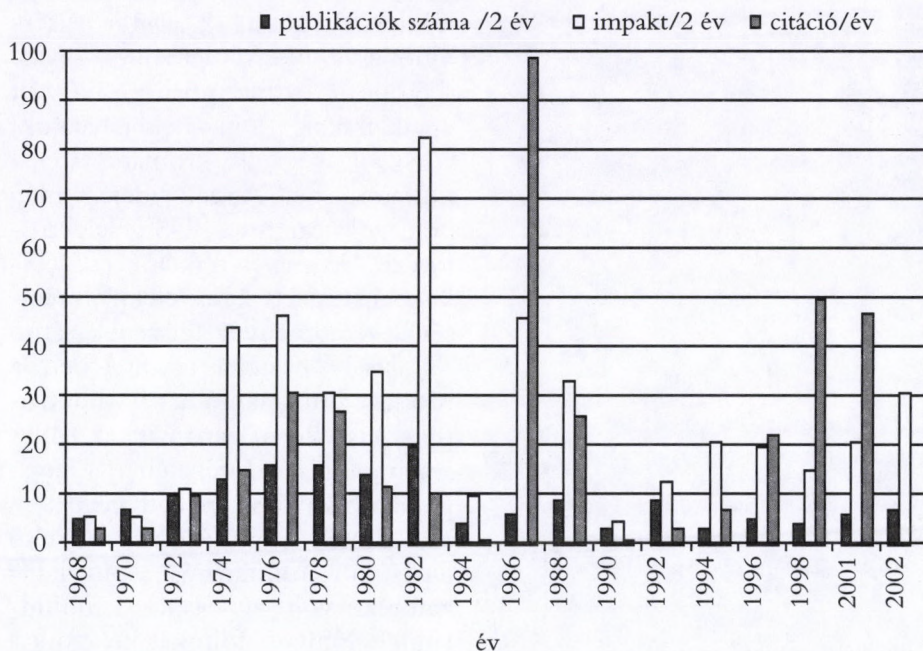
A másik módszer objektív és tudományos, maga a scientometria. Ebből az ünnepi alkalomból elkészíttetem 1966 és 2002 közti tudományos munkásságom teljes és hiteles dokumentációját. A mai napig 151 tudományos publikációm jelent meg, ezek összesített impakt faktora 474,5, s a rájuk eső független hivatkozások száma mindössze 4654. Ennél érdekesebb az adatok időbeli eloszlása. Az egyenetlenségek tompítása érdekében a kétéves periódusokban megjelent közleményeim számát és ezek összesített impaktját mutatom be. Ami a közleménycsoportokra kapott hivatkozások számát illeti, az ezekre 2001 végéig összegzett hivatkozások számát osztottuk a megjelenés óta eltelt évek számával. Így egy harminc évvel ezelőtt publikált közleményre kapott hivatkozások számát harminccal kellett osztani, a 2000-ben napvilágot látott publikációk számát eggyel. A grafikonok tanúsága szerint (5. ábra) eddigi tudományos munkásságom két csúcspontja az 1974–78 közti és az 1998-tól napjainkig terjedő időszakra esik. Sem a hetvenes évek derekán,



4. ábra

sem az utóbbi néhány évben nem voltam tartós külföldi tanulmányúton. Talán meglepő, de ténykérdés, hogy itthon végzett munkám két ízben is nagyobb nemzetközi elismerést váltott ki, mint a kitűnő San Franciscó-i laboratóriumokban folytatott kutatásaim. Pedig különböző periódusokban csaknem hét eredményes évet töltöttem ott. Az egyik ilyen időszakhoz fűződik (úgy érzem, ezt a citációs csúcsot csak meg kell magyaráznom) az inzulin receptor klónozásában való részvételem. Ez az 1985-ös Cell-cikk (7) világviszonylatban is a periódus egyik legtöbbet citált publikációja lett.

A Gyógyszerkutató Intézet Biokémiai Osztályán a hatvanas években végzett módszeres munkám alapozta meg a hetvenes évek sikerét. Az 1966 táján, az osztály dolgo-



5. ábra

zóiról készült fotón ezúttal két személyt szeretnék név szerint is említeni. Cseh György dr. akkor az osztály tudományos vezetője volt. (6. ábra.) Ő kezdeményezte a lipolitikus aktivitású, tehát a zsírokból zsírsavakat felszabadító hatással rendelkező anyagok, többnyire peptidek természetes forrásból, vizeletből, majd hipofízisből történő izolálását. Énekes Vilmosné azóta is közvetlen és leghűségesebb munkatársam. Köszönet mindkettő-



6. ábra

176

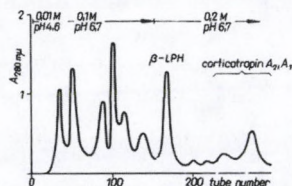
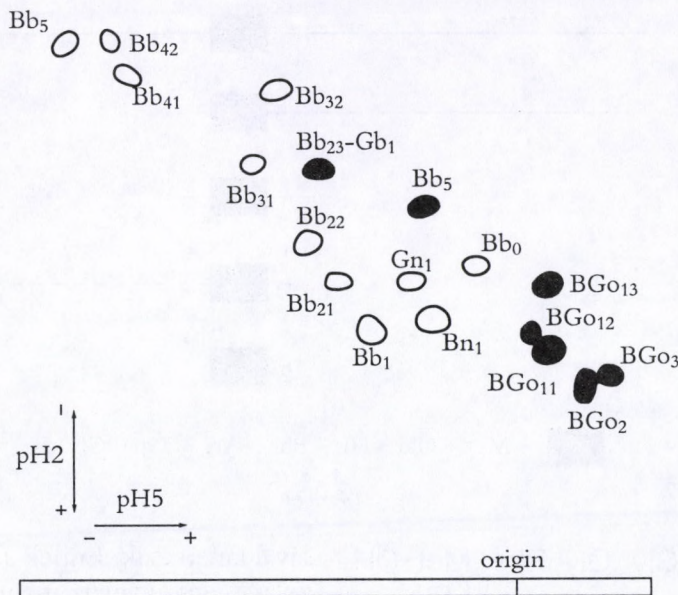
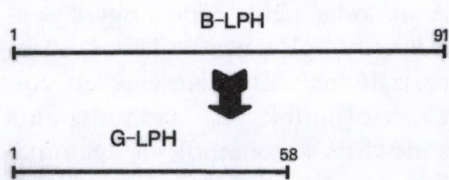
L. Gráf, G. Cseh: Isolation of Porcine β -Lipotrophic Hormone

Fig. 1. Chromatography of the fraction D' on CM-cellulose. The size of the CMC (Whatman CM 11) column was 2.2x60 cm, it was equilibrated with 0.01 M ammonium acetate buffer (pH 4.6). Gradient elution was started as soon as the column had been loaded with 700 mg of fraction D', by mixing 0.1 M pH 6.7 ammonium acetate buffer to the starting buffer (0.01 M, pH 4.6) in a mixing vessel of a volume of 500 ml. The buffer in the upper vessel was replaced by 0.2 M pH 6.7 ammonium acetate buffer at fraction 150. The flow rate was 60 ml/hr. The abscissa shows the number of 5-ml fractions, the ordinate gives light absorption at 280 mμ with 1 cm optical cells. The pooled peaks were lyophilized

7. ábra



11. ábra



12. ábra

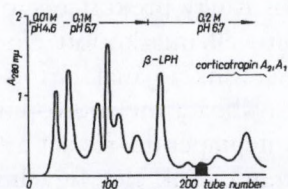
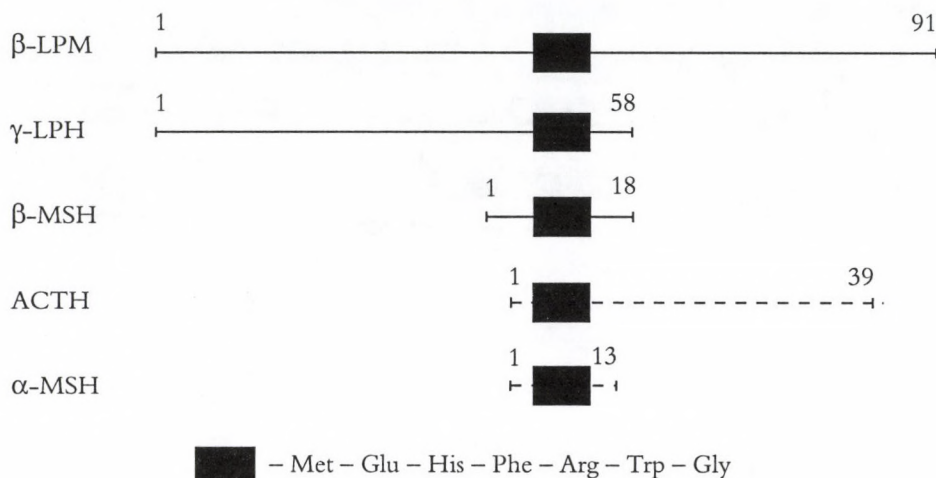
176 L. Gráf, G. Csik: Isolation of Porcine β -Lipotropin Hormone

Fig. 1. Chromatography of the fraction D' on CM-cellulose. The size of the CMC (Whatman CM 11) column was 2.2 x 60 cm. It was equilibrated with 0.01 M ammonium acetate buffer (pH 4.6). Gradient elution was started as soon as the column had been loaded with 700 mg of fraction D', by mixing 0.1 M pH 6.7 ammonium acetate buffer to the starting buffer (0.01 M, pH 4.6) in a mixing vessel of a volume of 500 ml. The buffer in the upper vessel was replaced by 0.2 M pH 6.7 ammonium acetate buffer at fraction 150. The flow rate was 60 ml/hr. The abscissa shows the number of 5-ml fractions, the ordinate gives light absorption at 280 m μ with 1 cm optical cells. The pooled peaks were lyophilized.

13. ábra

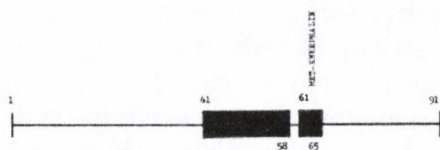
színűleg azonban nem az aminosav-sorrendek pontos tisztázása volt ennek a munkának a fénypontja. Sokkalta inkább annak a körülménynek az interpretálása, bár lettünk volna ebben a tekintetben még leleményesebbek, hogy a béta-lipotropin és az ugyanebből a hipofízis-kivonatból izolált gamma-lipotropin szekvenciái átfedik egymást. Ezt illusztrálja az ábra, amelyen az 58 és 91 aminosavból álló gamma-, ill. béta-lipotropin közös triptikus peptidjeit fekete foltokkal jelöltük. (11. ábra.) Egy 1968 őszén megrendezett peptidkonferencián, itt az Akadémián vetítettem ezt az ábrát (10), (12. ábra) fölvetve annak lehetőségét, hogy a gamma-lipotropin a béta-lipotropin proteolitikus hasítá-



14. ábra

H-Tyr-Gly-Gly-Phe-Met-OH
Leu

15. ábra

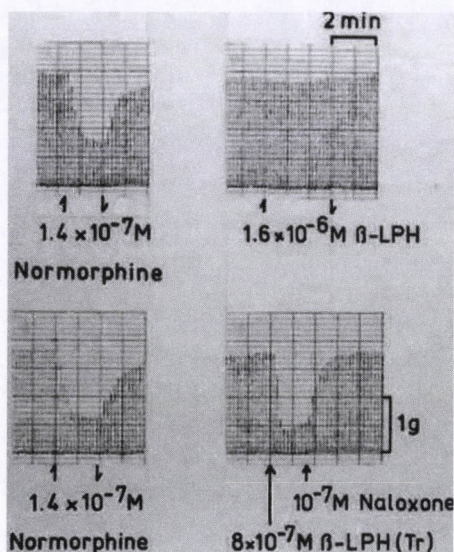


16. ábra

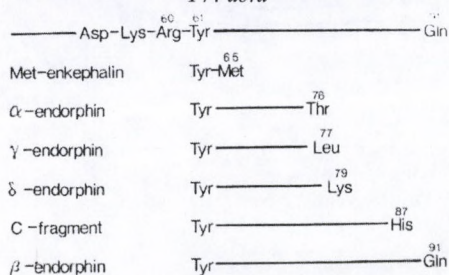
sával keletkezik. Ennek adekvát igazolása, egy évvel az inzulin bioszintézisének tisztázása után (11) ugyancsak jelentős teljesítmény lett volna. A második példa arra, hogy a peptidhormonok proteolízissel processzálódnak. De talán elég lett volna izolálnunk és azonosítanunk a hipofízis-kivonatból a gamma-lipotropin szerkezetét a béta-lipotropinévá kiegészítő polipeptidet,

ami jó néhány évvel később béta-endorfin néven vált híressé. A peptid pedig itt bújott meg a kromatogram 8a frakciójában (12). (13. ábra.) Eszünkbe sem jutott, hogy izoláljuk. Lám, milyen káros is egy preconcepció! Vagy egyszerűen csak egy biológiai funkcióra utaló, elhamarkodott elnevezés. Tudtuk, hogy a lipotropinok egyetlen biológiai funkciójának tartott lipolitikus aktivitásáért a mindkét lipotropinban, továbbá a melanotropinokban és ACTH-ban is közös szerkezeti elem, egy heptapeptid-részlet a felelős, így a molekula egyéb részeinek sajnos nem szenteltünk elég figyelmet (9). (14. ábra.)

Mindaddig nem, mígnem Hughes és munkatársai 1975 decemberében sertésagyból izolálták az első endogén opioid peptideket, az enkefalinokat (13). (15. ábra.) Közölték azt is, hogy a metionin-enkefalin szekvenciája a



17. ábra

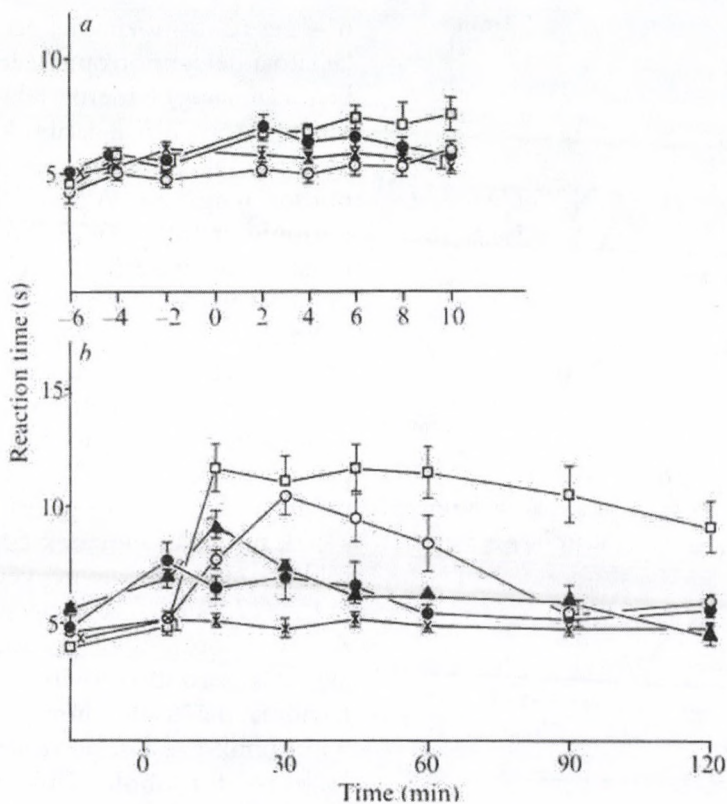


18. ábra

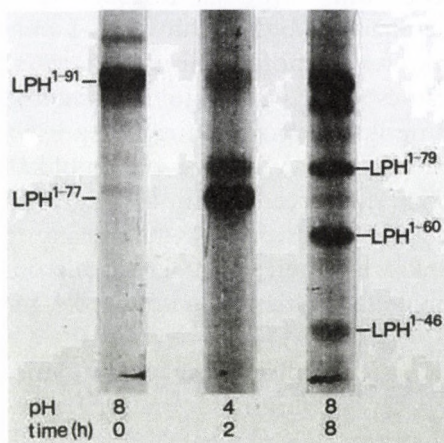
61-es és 65-ös pozíciók közt megtalálható a béta-lipotropin szerkezetében. (16. ábra.) Kiderült tehát, hogy a béta-lipotropin legalább két biológiailag aktív szerkezeti elemet hordoz magában. A sertés béta-lipotropin azonban önmagában nem mutatott opiátszerű aktivitást a különböző *in vitro* teszteken, így a tengerimalac-ileumon sem. Ahhoz, hogy ez felszabaduljon a molekulából, tripszinnel kellett hasítani. Ezt az eredményünket néhány hónappal az enkefalinok felfedezése után publikáltuk a FEBS Lettersben, s ez a cikk munkacsoportunk egyik legtöbbet citált közleményévé vált (14). (17. ábra.) A béta-lipotropin Arg-Tyr kötése tehát az, aminek az aktivitás felszabadulásához el kell hasadnia. 1976 első hónapjaiban az endorfinok egész sorát izolálták különböző forrásból. Guillemín és munkatársai az alfa- és gamma-endorfint hipotalamuszból (15), fenntartva a béta-betűt C. H. Linek, aki teve-hipofízisből izolálta a 31

tagú polipeptidet (16). Két másik kutatócsoport, egy angol és a mienk, utólag is dokumentálható módon, az amerikai csoporttól függetlenül sertés-hipofízisből izolálta a béta-endorfint (17, 18). A Nature-ben publikált munkánkban az enkefalinok és különböző méretű endorfinok analitikus aktivitását vetettük össze patkány-„tail-flick” módszerrel. A tanulmány fő konklúziója az volt, hogy az enkefalinok ezen a teszten inaktívak, az endorfinok aktivitása és a hatás időtartama pedig a láncméret növekedésével nő. (18–19. ábra.)

Ezek a vizsgálatok kiindulópontul szolgáltak ahhoz a kutatáshoz, amelyet saját kis csoportommal folytattam a Gyógyszerkutató Intézet Biokémiai Osztályán azoknak a proteázoknak az azonosítása céljából, amelyek az endorfinok béta-lipotropinból történő felszabadításáért tehetők felelőssé.

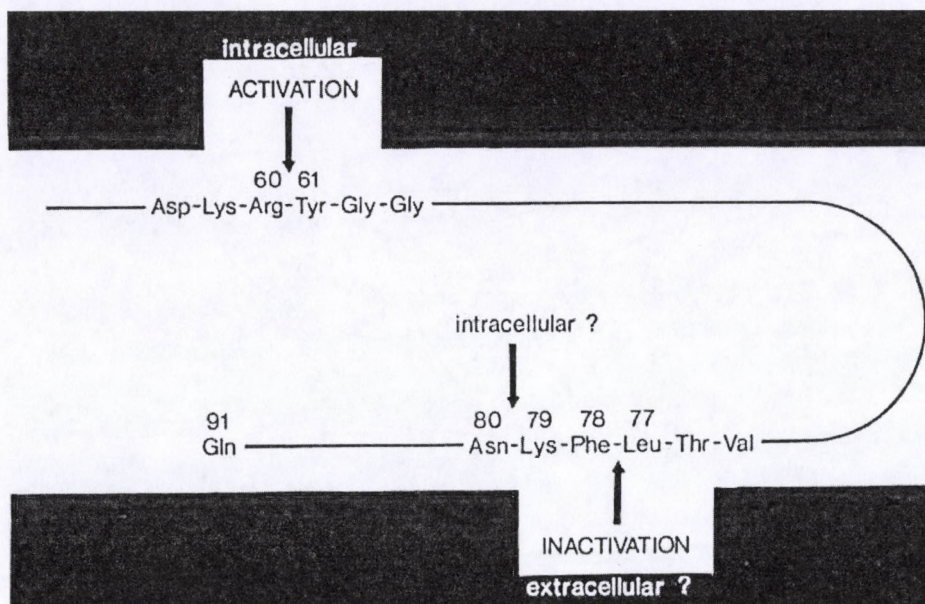


19. ábra



20. ábra

Akkori felkészültségemnek megfelelően rendkívül egyszerű módszert használtam: hipofízis-kivonattal hasítottuk a béta-lipotropint különböző pH-kon. 8-as pH-n a hipofízis-kivonat opiátszerű aktivitást szabadított fel a lipotropinból, a gélen megjelent és izolálható volt a béta-endorfin komplementer peptidje, a lipotropin 1–60-as fragmens (19, 20). (20. ábra.) Alacsonyabb pH-n azonban kizárólagossá vált a lipotropin 77–78-as kötése közti hasadás. Abból, hogy a lipotropi-

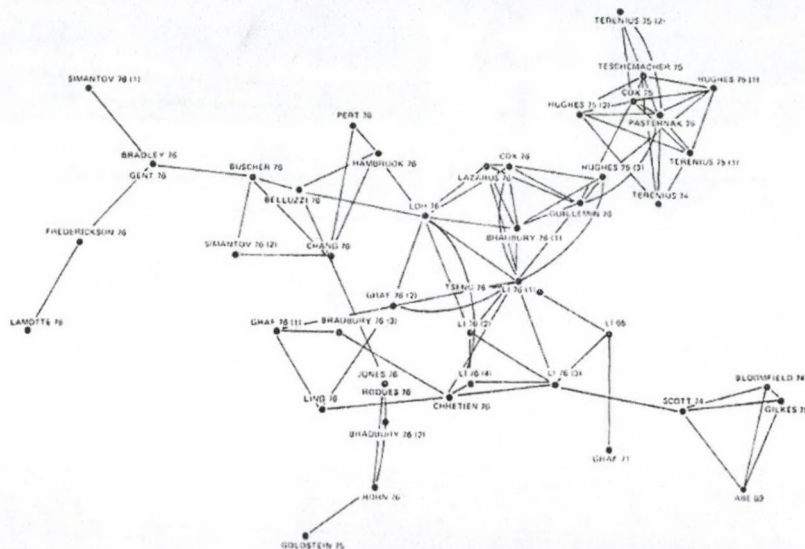


21. ábra

naktiváló (tehát a béta-endorfin felszabadító) enzim aktivitása korrelált a hipofízis-szekrécio mértékével (21), meg abból, hogy ezt az aktivitást a hipofízis szekréción granulumaiban sikerült loklizálnunk (22), mindezekből arra következtettünk, hogy a lipotropinprocesszáló proteáz nyomában vagyunk. (21. ábra.) A proopiomelakortin feldolgozásában részt vevő enzim új keletű irodalmát áttekintve, úgy gondolom, igazunk volt. Tovább kellett volna dolgoznunk. Mindamelletts elsőként bizonyítottuk a lizoszomális katepszin D szerepét az emberi melanotropin és a gamma-endorfin felszabadításában (23). Az első esetben műtermékképződésről lehet szó, míg a gamma-endorfin felszabadítása esetében máig nem zárható ki, hogy a szekréción granulumok katepszin D-tartalma a béta-endorfin fiziológiásan vagy patológiásan fontos átalakításában vesz részt.

Akárhogy van is, a hetvenes években a Gyógyszerkutató Intézetben folytatott endorfinkutatás a magyar biokémiai kutatás fényes fejezete volt. Ezt igazolandó két dokumentumot mutatok be, melyekre az előadásra való felkészülés közben akadtam. Az egyik Eugene Garfieldnek, a scientometria egyik atyjának a Current Contentsben az endorfinok kutatásának a történetéről 1979-ben megjelent tanulmánya. Az elsárgult kópiáról a 4. ábrát mutatom be (22. ábra.), mely az endogén opioidokról szóló közlemények 77-es citáltságát elemzi. A térképen három közleménnyel szerepelünk. Ezzel össz-

Figure 4. 1977 Cluster Map: Endogenous Opiates



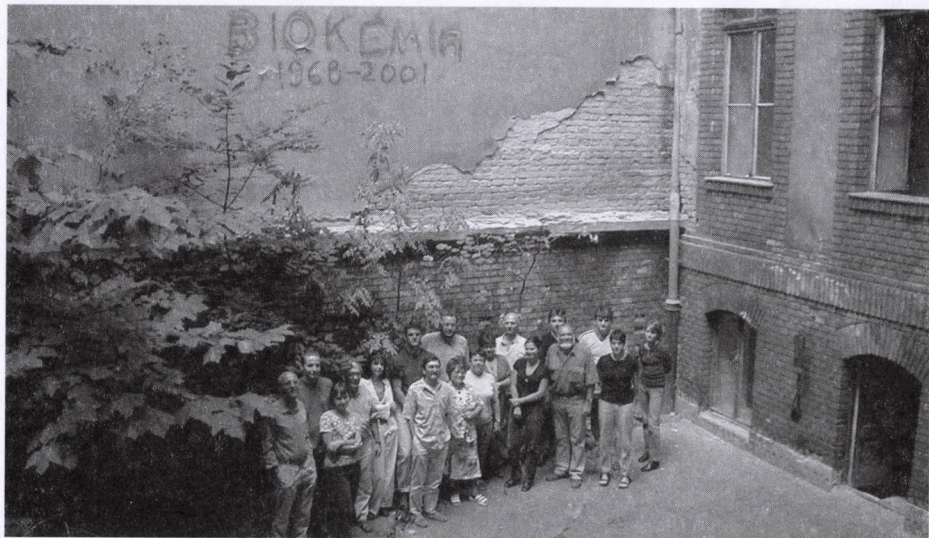
22. ábra

6. táblázat

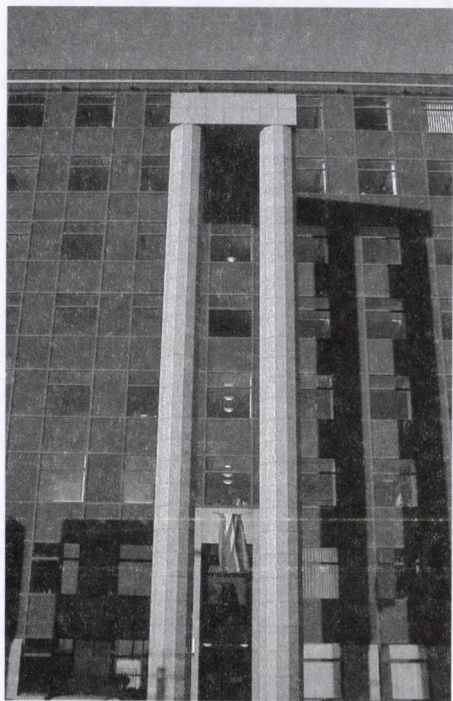
A 15 vagy több idegen idézetet kapott cikkek intézmény
és kutatócsoport szerinti megoszlása

Intézmény	Kiváló cikk	Kiváló cikket publikáló kutató- csoportok	Cikkek megoszlása kutatócsoportok között
MTA Szegedi Biol. Közp.	8	5	2+2+2+1+1
Gyógyszerkut. Int.	4	1	4
Semmelweis OTE	3	2	2+1
Pécsi OTE	2	2	1+1
JATE	2	1	2
Kia. Orvostud. Kut. Int.	1	1	1
Orsz. Haematol. Int.	1	1	1
Péterfy u.-i Kórház	1	1	1
Szegedi OTE	1	1	1
Összesen	23	15	—

23. ábra



24. ábra



25. ábra

hangban Marton Jánosnak az 1977-es élettudományi folyóiratok idézettségéről szóló tanulmányában (23. ábra.) a Gyógyszerkutató Intézet a munkacsoportonkénti úgymond kiváló közlemények száma tekintetében valójában az első helyen áll.

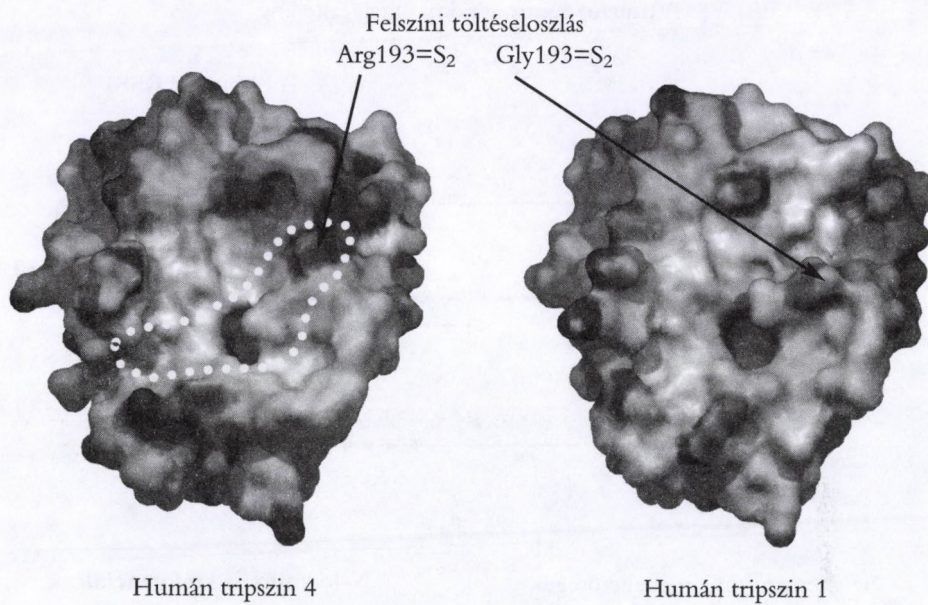
Az 1980-as évek elején azonban beszűkültek a lehetőségeim a Gyógyszerkutató Intézetben, ezért megpályáztam az ELTE TTK Biokémiai Tanszékének megüresedett professzori, majd tanszékvezetői állását. Amerikai tanulmányutamról már a Puskin utcai tanszékre tértem haza. A dia a derűs tanszék belső udvarát mutatja (24. ábra). Innen tavaly szeptemberben költöztünk el új helyünkre, a lágymányosi kampuszra (25. ábra).

A lágymányosi déli tömb 5. emeletéről nézve más a perspektíva. A látvány néha elkápráztató. Színek,

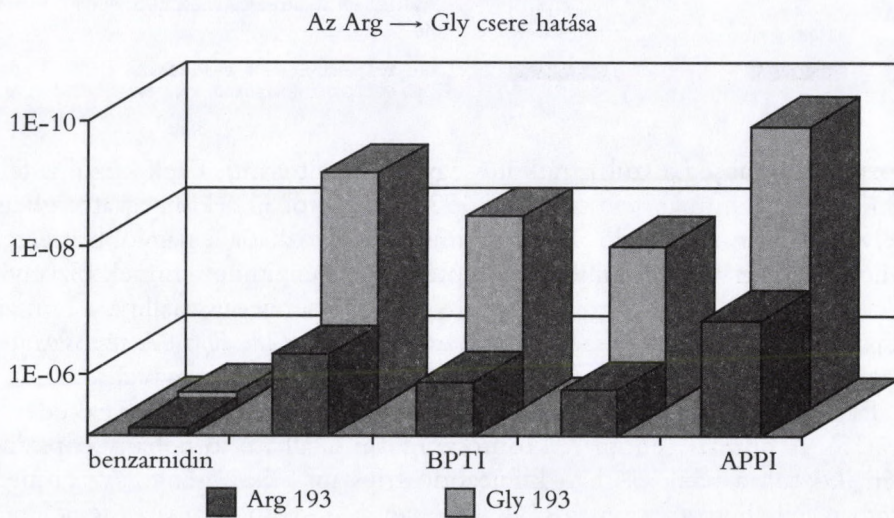


26. ábra

fény és távlatok. Kívánom, hogy a szellem ragyogása töltse be ezt a teret! Amikor az egyik őszi hajnalon dolgozószobám ablakából kitekintve megpillantottam a nap korongját az épülő Nemzeti Színház felett, azon a reggelen tényleg úgy éreztem, hogy valami elkezdődött itt, a tudományban is (26. ábra). Szilágyi László kollégámé az érdem, hogy a több mint egy évtizede folyó pankreatikus szerinproteáz-kutatásainkat néhány éve elmozdította, ha nem is a holtpontról, de a humán biológia irányába. Diákjaival számos emberi tripszingént klónozott, köztük az ún. mezotripszinét. Ez utóbbi génről kiderült, hogy az agyban is kifejeződik. Talán csak az emberi agyban. Ez ad különös jelentőséget annak a ma is nagy intenzitással folyó munkánknak, amely a mezotripszin vagy humán tripszin 4 szubsztrát- és inhibitor-specifikálásának a felderítésére irányul. Hajdú János uppsalai csoportjával együttműködve meghatároztuk ennek a tripszin-izofornának a kristályszerkezetét (24). A molekulát a szebbik, izgalmasabb oldaláról mutatom be, a pankreatikus humán tripszin egy azonos féltekéjével összevetve. (27. ábra.) A molekulák közepén látható kráter a szubsztrátkötő zseb, amelynek alján található az a bizonyos aszparaginsav. E tekintetben nincs eltérés a két molekula

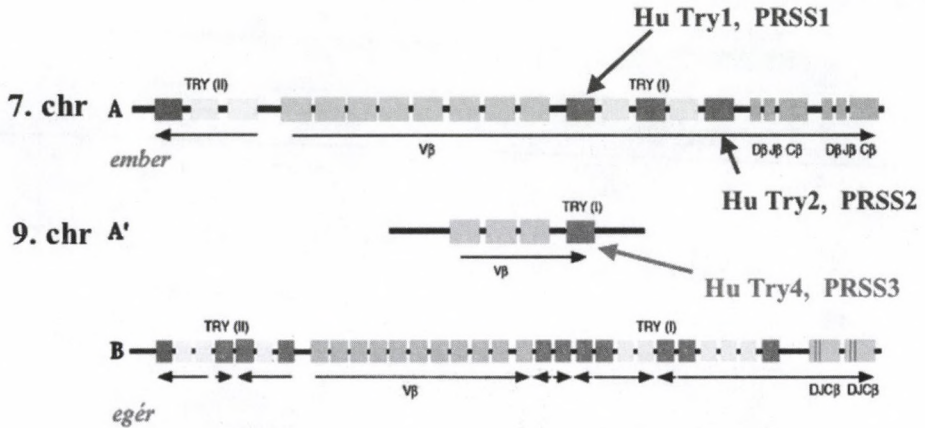


27. ábra



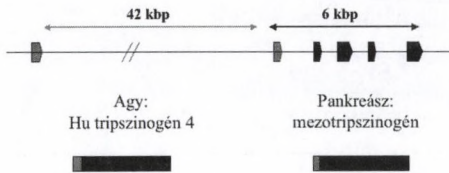
28. ábra

A tripszin gének genomi elhelyezkedése



29. ábra

Az alternatív splicing lehetőségei



30. ábra

N-terminális szekvenciák

Mezotripszinogén

MNPFLLILAFVGA AVAVFFDDDDKIVG...

Hu Tripszinogén 4 A-izoforma

MCGPDDRC PARWPGP GRAVKCGKGLAAARFGRVERGGAQRG
GAGLELHPLLGGRTWRAARDADGCEALGTVA VFFDDDDKIV
G...

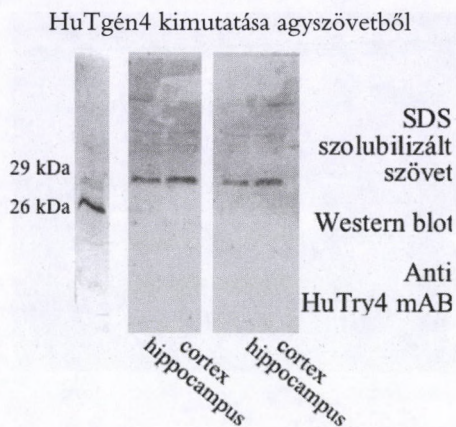
Hu Tripszinogén 4 B-izoforma

MELHPLLGGRTWRAARDADGCEALGTVA VFFDDDDKIVG...

31. ábra

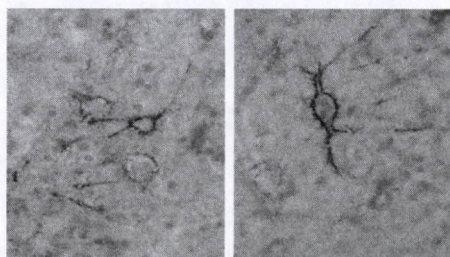
közt. A különbség a szubsztrátkötés egyéb helyeit érinti. Ezek közül is feltűnő, hogy a humán tripszinben a 193-as pozícióban a konzervatív glicin helyett arginin fordul elő. Ez az arginin akadályozhatja a nagyobb méretű fehérjeszubsztrátok és -inhibitorok kötődését az enzimhez. Ennek bizonyítéka az, hogy a 193-as arginin glicinre történő cseréje visszaállítja a humán tripszin 4 inhibitorokkal szembeni érzékenységet. (28. ábra.) A szubsztrátspecifitás izgalmas problematikáját illetően érjük most be ennyivel!

És vessünk egy pillantást a humán tripszinek genomiális elhelyezkedésére (25)! A humán genom 7. kromoszómáján található jó néhány tripszin-gén, köztük a pankréaszban kifejeződő tripszin 1 és 2 génje. Az emberi agyban fellelhető tripszin mRNS azonban a 9. kromoszómán megjelenő, valószínűleg kromoszómaszegmens-duplikációval idekerült gén transzkriptuma. (29. ábra.) A pankreatikus és agyi mRNS szekvenálási eredmények



32. ábra

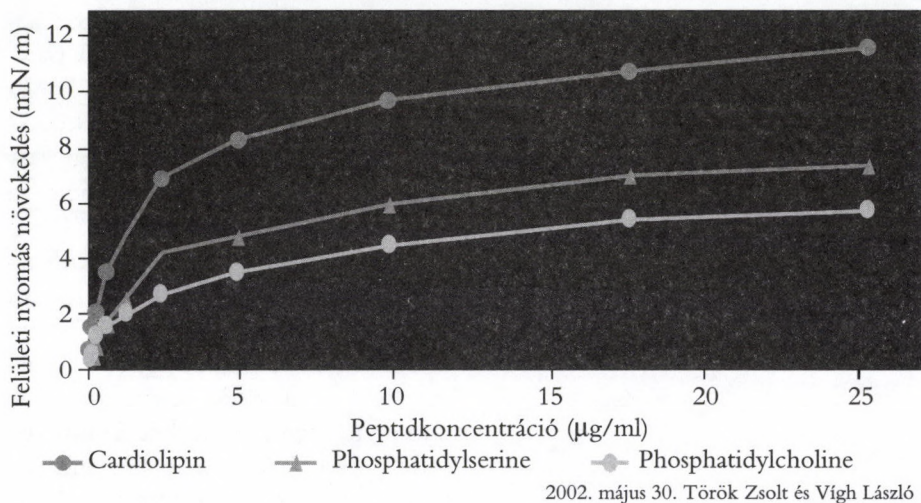
A HuTg4 immunkisztokémiai
lokalizálása



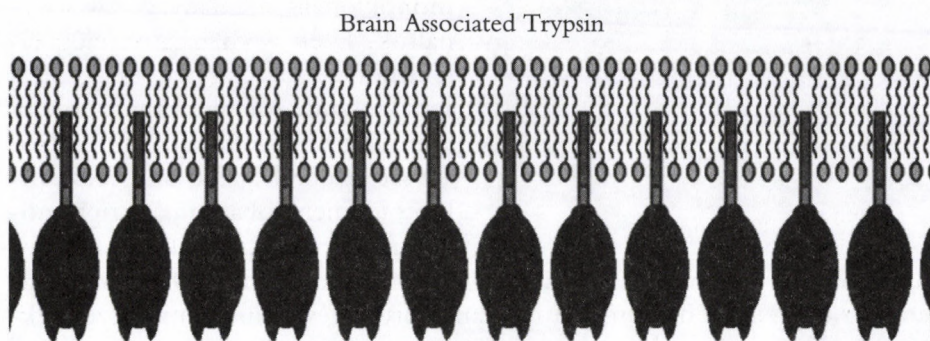
33. ábra

tanúsága szerint a két izoforma alternatív splicing eredménye. A pankreatikus mezotripszinogén és az agyi tripszinogén 2–5 exonjai közt, az 1. exonok tekintetében különböznek. Ennek megfelelően az emberi 9. kromoszómán található tripszinogén génnek három különböző fehérjeterméke lehet. Az, ami a pankréaszban fejeződik ki. Ez egy közös szignálpeptidet tartalmaz az N-terminálisán. Az agyi tripszinogén esetében a két izoforma, különböző méretű N-terminális toldásokkal, kétfajta translációiniciáció eredménye lehet (SwissProt). (30–31. ábra.) A fehérje kimutatásához a Németh Péter által előállított monoklonális ellenanyagokat használtuk. Ezek a vizsgálatok elég elentmondásosak ugyan, és távolról sem tekinthetők lezártak, mégis bemutatok Önöknek egy emberi agyszövetből készült ún. Western-blotot, amelyből a humán tripszinogénnek egy 29 kilodaltonos formája

detektálható. (32. ábra.) Legalább ennyire izgalmas eredményre vezetett az emberi tripszinogén 4 emberi agyban, cortex- és hippocampus-szeletekben történt immuno-hisztokémiai kimutatása. (33. ábra.) Ezúton mondok köszönetet a SOTE Neurobiológiai Kutatócsoportjából Gallatz Katalinnak és Palkovits Miklósnak, akik ezt a vizsgálatot végezték. A kép szerint az enzim az agy piramisisejtjeinek a membránjában lokalizálható. A humán tripszinogén 4 membrán-foszfolipidekkel kölcsönhatásba lépő lehetséges régiói azok a bizonyos N-terminális toldások, amelyek közös pankreatikus tripszinogénnek szerkezetében nem fordulnak elő. A B variánsnak megfelelő, rövidebb peptidet kéresemre Patthy András megszüntetizálta. Megkértem ezek után Vigh Lászlót és Török Zsoltot (SZBK), hogy nézzék meg a feltételezett horgonypeptid különböző monolayer membránokkal való kölcsönhatását. Az itt látható ábrát május 30-án tőlük kaptam.



34. ábra



35. ábra

(34. ábra.) Szerintük egyértelmű az eredmény: a peptid mindhárom modellmembránnal kapcsolatba lép, a legspecifikusabb a kardiolipinnel való interakció.

Nem maradt más hátra, mint hogy elnevezzük az agyi tripszint. Én a lokalizáció alapján való elnevezést javaslom. Legyen az agyi tripszin neve BAT (35. ábra.), Brain Associated Trypsin. Ugye fel tudják idézni emlékezetükben azt a béta-lipotropin-sémás ábrát, amelyen annak idején az aktiváció és inaktiváció helyeit jelöltem, és meditáltam azon, hogy intracelluláris vagy

Gráf Ferenc (1914. ápr. 26. Sopronbánfalva – 1990. dec. 2. Bp.): orvos, belgyógyász, hematológus. – A Pázmány Péter Tudományegyetemen ált. orvosi okl. szerzett (1939), belgyógyász (1944) hematológus szakorvosi vizsgát tett (1981); az orvostudományok kandidátusa (1965), doktora (1984). – A Pázmány Péter Tudományegyetemen, ill. a SOTE II. sz. Belgyógyászati Klinika gyakornoka (1939–1946: megszaktással), egy. tanársegéde (1946–1957), egy. adjunktusa (1957–1965), egy. docense (1965–1969), egy. tanára (1969. júl. 1.–1985. jún. 30.); közben a II. sz. Belgyógyászati Klinika mb. fg.-ja (1973–1974), a III. sz. Belgyógyászati Klinika tanszékvezetője (1974–1985). Az Ált. Orvostud. Kar dékányhelyettese (1970–1973), dékánja (1973–1976). – Klinikai hematológiával fogl., elsősorban a vérképzés és az endokrin funkció kapcsolatának vizsgálata, a vérképzés centrális és neurális szabályozása terén ért el nemzetközileg is jelentős eredményeket. – A Belgyógyász

[illegible]

Graf László (1911. aug. 18. Sopron – 1968. máj. 1. Bp.): kémikus – Fla Graf László (1942) vezetésű mérnök, biokémikus. – A Pázmány Tudományegyetemen kémia–természettud. szakos tanári okl. (1933), bölcsészudományi sz. tud. (1937). – A Pázmány Pter Tudományegyetem Kémiai, ill. Növényélettani Int. tanársegéde (1935–1938), a M.–Amerikai Olajip. Rt. (MAORT) fő, báziskerettyei kémiai laboratóriumának vezetője (1938–1945), a nagykanizsai ker.-i laboratórium alapítója és vezetője (1945–1961), az Orsz. Olaj- és Gázip. Tröszt Laboratórium Főoszt. kornál főmérnök (1961–1967), a Kőolaj- és Földgázüzemelési lp. Kut. Laboratórium Vegyszeti Oszt. alelnök vezetője (1967–1968). A miskolci ME Olajtermelési Tanszék előad. tanára, c. egy. (cse. (1951–16)). – A kőolaj és földgáz termelése, előkészítése-éhez kapcsolódó kémiai, fizikai problémákkal, továbbá a gázolintelepek technológiájával, a szénhidrogének geokémiájával, gázkratomográfiai vizsgálatokkal, új öblítőanyag előállításával, korrozívódelemmel, rakókémiai és közefizikai kutatásokkal fogl. a m. minysztási kémia nemzetközileg elismert megapozíció.

Gráf László (1942. jún. 6. Zalaegerszeg): vegyész, biokémikus – Apja Gráf László kémikus (1911–1968). – Az ELTE TTK-n végzését okl. szerzett (1965), doktorált (1968), a biológiai tudományok kandidátusa (1971), doktora (1982), az MTA tagja (l. 1993; r. 2001). – A Gyógyszerkut. Int. Biokémiai Oszt. tud. segédmunkátára (1965–1968), tud. munkatársa (1968–1972), tud. osztályvezető főmunkatársa (1972–1982), tud. tanácsadója (1982–1985); az I. Biokémia Oszt. vezetője (1975–1985), az ELTE TTK Biokémiai Tanszék tanszékvezető evv. tanára (1985. júl. 1-jétől) (és az MTA-

36. ábra

extracelluláris hasításokról van-e szó? A probléma itt visszaköszön. A fehér-jetranszport ismert orientációs szabályai szerint nemigen képzelhető el más helyzet, mint az, hogy a BAT N-terminális horgony végével merül a membránba, és az inaktív enzim a citoplazmában lóg. A kérdés az, hogy mitől támad életre a denevér. Enterokinázszerű enzim hasítja-e le a mebránról, mert ha így történik, a citoplazmába kerül. Mit csinál itt? Vagy a lehorgonyzódás részleges, és például a membránfluiditás életkor szerinti változásával ki-kiszabadul, fel-felroppen az extracelluláris térbe? Nekem ez a variáció tetszik. Ugye egyetértetek velem, hogy ez egy kivételesen izgalmas probléma?

Kedves Barátaim, nehéz sors a hazájában dolgozó kutatóé. Néhány dolgot mégis kárpótol a mostoha sorsért. Engem mindennekfölött az, hogy őseimmel közös erőfeszítéseim nyomán talán valamifajta nyomot sikerül hagynunk a magyar tudományban. Különös megelégedéssel és meghatottsággal mutatom be Önöknek a Révai *Új lexikona* 8. kötetének egyik lapját. (36. ábra.) Ezen a lapon három vér szerinti rokon Gráf szerepel együtt: a nagybátyám, aki orvos volt, az apám, aki vegyész, s szerénységem, aki biokémikus lett. Végül szeretném kifejezni köszönetemet szűkebb családom-

nak, feleségemnek és gyermekeimnek a megpróbáltatásért, amit a velem eltöltött nehéz évek jelentenek számukra.

Irodalom

- (1) Pacsu, E, Wilson, E. J., Graf, L. (1939): Studies in the ketone sugar series X. The synthesis of a new disaccharide, 1- β -glucosidofructose, and the structure of turanose and melezitose. *J. Am. Chem. Soc.*, 61, 2675–2679.
- (2) Gráf, L. (1972): Re-examination of the sequence of the C-terminal tryptic fragment from porcine adrenocorticotrophic hormone. *Acta Biochim. Biophys. Acad. Sci. Hung.*, 7, 293–297.
- (3) Bruckner Gy. (1974): *Szerves kémia* 1–2. kötet. Tankönyvkiadó, Budapest
- (4) Gráf, L., Jancsó, A., Szilágyi, L., Hegyi, G., Pintér, K., Náray-Szabó, G., Hepp, J., Medzihradsky, K., Rutter, W. J. (1988): Electrostatic complementarity within the substrate-binding pocket of trypsin. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85, 4961–4965.
- (5) Gráf, L., Szilágyi, L., Venekei, I. (1998): Chymotrypsin. In *Handbook of Proteolytic Enzymes*. (Barrett, A. J., Woessner, F., Rawlings, N. eds.), Academic Press, London, pp. 30–38.
- (6) Gráf, L. (1995): The structural basis of serine protease action: the fourth dimension. In *Natural Sciences and Human Thought*. (Zwilling, R., ed.), Springer-Verlag, Heidelberg, pp. 139–148.
- (7) Ebina, Y., Ellis, L., Jarnagin, K., Edery, M., Gráf, L., Clauser, E., Ou, J.-H., Masiares, F., Kan, Y. W., Goldfine, I. D., Roth, R. A., Rutter, W. J. (1985): The human insulin receptor cDNA: the structural basis for hormone-activated transmembrane signalling. *Cell*, 40, 747–758.
- (8) Gráf, L., Barát, E., Cseh, G., Sajgó, M. (1971): Amino acid sequence of porcine b-lipotrophic hormone. *Biochim. Biophys. Acta*, 229, 276–278.
- (9) Gráf, L. (1976): Chemistry of the lipotropins. *Pharmac. Ther. B.*, 2, 753–769.
- (10) Gráf, L., Cseh, G., Sajgó, M. (1970): Chemical and biological analysis of the porcine g-lipotrophic hormone (g-LPH). In *Polyptide Hormones*. (Góth, E., Fövényi, J., eds.), Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 185–189.
- (11) Steiner, D. F., Clark, J. L., Nolan, C., Rubenstein, A. H., Margoliash, E., Aten, B., Oyer, P. E. (1969): Proinsulin and the biosynthesis of insulin. *Recent Progr. Hormone Res.*, 25, 207–272.
- (12) Gráf, L., Cseh, G. (1968): Isolation of porcine b-lipotrophic hormone. *Acta Biochim. Biophys. Acad. Sci. Hung.*, 3, 175–177.
- (13) Hughes, J., Smith, T. W., Kosterlitz, H. W., Fothergill, L. A., Morgan, B. A., Morris, H. R. (1975): Identification of two related pentapeptides from the brain with potent opiate agonist activity. *Nature*, 258, 577–579.
- (14) Rónai, A. Z., Gráf, L., Székely, J. I., Dunai-Kovács, Z., Bajusz, S. (1977): Differential behaviour of LPH-(61–91)-peptide in different model systems:

- comparison of the opioid activities of LPH-(61–91)-peptide and its fragments. *FEBS Lett.*, 74, 182–184.
- (15) Guillemin, R., Ling, N., Burgus, R. (1976): *C. R. Acad. Sci. D.*, 282, 783–785.
- (16) Li, C. H., Chung, D. (1976): *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 73, 1145–1148.
- (17) Bradbury, A. F., Smyth, D. G., Snell, C. R., Birdsall, N. J. M., Hulme, E. C. (1976): C-fragment of lipotropin has a high affinity for brain opiate receptors. *Nature*, 260, 793–795.
- (18) Gráf, L., Székely, J. I., Dunai-Kovács, Z., Bajusz, S. (1976): Comparative study on analgesic effect of Met-enkephalin and related lipotropin fragments. *Nature*, 263, 240–242.
- (19) Gráf, L., Kenessey, A., Berzétei, I., Rónai, A. Z. (1977): Demonstration of b-lipotropin activating enzyme in porcine pituitary. *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 78, 1114–1123.
- (20) Gráf, L., Kenessey, A., Makara, G. B. (1978): Endorphins and/or artefacts: characterization of some pituitary proteinases involved in the generation of opioid peptides from b-lipotropin. In *Endorphins '78* (Gráf, L., Palkovits, M., Rónai, A. Z. eds.), Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 127–137.
- (21) Kenessey, A., Páldi-Haris, P., Makara, G. B., Gráf, L. (1979): Trypsin-like activity of rat anterior pituitary in relation to secretory activity. *Life Sci.*, 25, 437–444.
- (22) Dubois, M. P., Gráf, L. (1973): Demonstration by immuno-fluorescence of the lipotropic hormone/LPH in bovine, ovine and porcine adenohypophysis. *Horm. Metab. Res.*, 5, 229.
- (23) Barát, E., Patthy, A., Gráf, L. (1979): Action of cathepsin D on human b-lipotropin: a possible source of human „b-melanotropin”. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 76, 6120–6123.
- (24) Katona, G., Berglund, G. I., Hajdú, J., Gráf, L., Szilágyi, L. (2002): Crystal structure reveals structural basis for the inhibitor resistance of human brain trypsin. *J. Mol. Biol.*, 315, 1209–1218.
- (25) Roach, J. C., Wang, K., Gan, L., Hood, L. J. (1997): The molecular evolution of the vertebrate trypsinogens. *J. Mol. Evol.*, 45, 640–652.

Orosz László

AZ MTA LEVELEZŐ TAGJA

GÉNTÉRKÉPEKTŐL GÉNEKIG, GÉNEKTŐL GENETIKAI ÚT- VONALAKHOZ ÉS ISKOLÁKHOZ

Elhangzott 2002. február 19-én

Tisztelt Elnök úr, Tisztelt Kollégák, Barátaim, érdeklődő megjelentek, Hölgyeim és Uraim!

Meghat ez a látvány, a zsúfolásig megtelt terem. Jólesik ez az érdeklődés. Köszönöm. Bizonyosan nem én vagyok az első, aki úgy érzi: a Magyar Tudományos Akadémia tagjává lenni a legnagyobb tisztesség és elismerés, amit a honi tudóstársadalomtól kaphat egy magamfajta. Első gondolatom Györffy Barna tanár úrhoz és Rollin D. Hotchkiss professzorom felé, útnak indító, példát adó mestereimhez száll. Györffy Barna nem lehetett életében az MTA tagja, posztumusz választatott meg. S én most néhány hónap híján annyi idős vagyok, mint ő, amikor elbúcsúzott tőlünk, 1970-ben, az akkori Szegedre, az SZBK-ba készülő fiatal kollégáktól: Kondorosi Ádámtól, Maliga Páltól és tőlem. Ma mindhárman az MTA tagjai vagyunk. Második szavam, a köszönet és hála, ajánlóimnak szól: Alföldi Lajosnak, Kondorosi Ádámnak, néhai Szabó Gábornak és Vida Gábornak, akik 1992 óta 4 cikluson át méltónak tartottak a levelező tagságra, köszönöm a biológus „nagydoktor”-közösségnek és genetikus barátaimnak, hogy hosszú ideje bíztak bennem, köszönöm a Biológiai Osztály tagjainak, akik egymást követően 3 cikluson keresztül megszavazták felterjesztésemet. S köszönöm Sík Tibor bölcs barátságát és feleségem, Buzás Zsuzsanna, és lányaim és fiaim és a szélesebb családom háttérét.

Ez a mai nap természetesen nem lehetett betervezve. Önbecsülésem békében megállapodott az egyetemi tanári katedrán.

Sokat gondolkodtam ennek az előadásnak a címén. Volt több variációm is, „Műhely, fág, gén”, legutóbb „Géntérképek és útvonalak”. Ez utóbbi aforisztikus formát bővítve jutottam el a jelen változathoz. Szeretném azonban már most leszögezni, minden félreértést tisztázandó, én most nem azt akarom elmondani, hogy mi a genetika, hanem csupán azt, hogy az is genetika, amit én meggyőződéssel vállalok. És azt is fontosnak tartom elmondani, hogy itt és most egy hazai gyökerű és kifejlődésű genetikai iskolát is képviselek. Azt a genetikai iskolát, amely Györffy Barnától az MTA Genetikai Intézetéből eredezve, Rollin Hotchkiss által pallérozva, Szegeden az SZBK Genetikai Intézetében, majd a JATE Genetikai Tanszékén kiforrva s egyesülve Szabó Gábor debreceni iskolájával, mára stílusát és értékrendjét kiterjesztette az ország négy TTK-jára és a Szegedi Orvosegyetemre (1. kép).

Előadásom mondanivalóját csaknem 20 év tevékenységéből válogattam:

- egy genetikai bizonyításról, amely kizárólag a genetikai analízis klasszikus eszköztárával élt;
- egy sejtésről, amelyet a genetikai analízis sugallt;
- egy reményről, amit egy genetikai rendszer táplál;
- és kalandos utazásokról, amelyek új vidékekre vittek a genetikában.

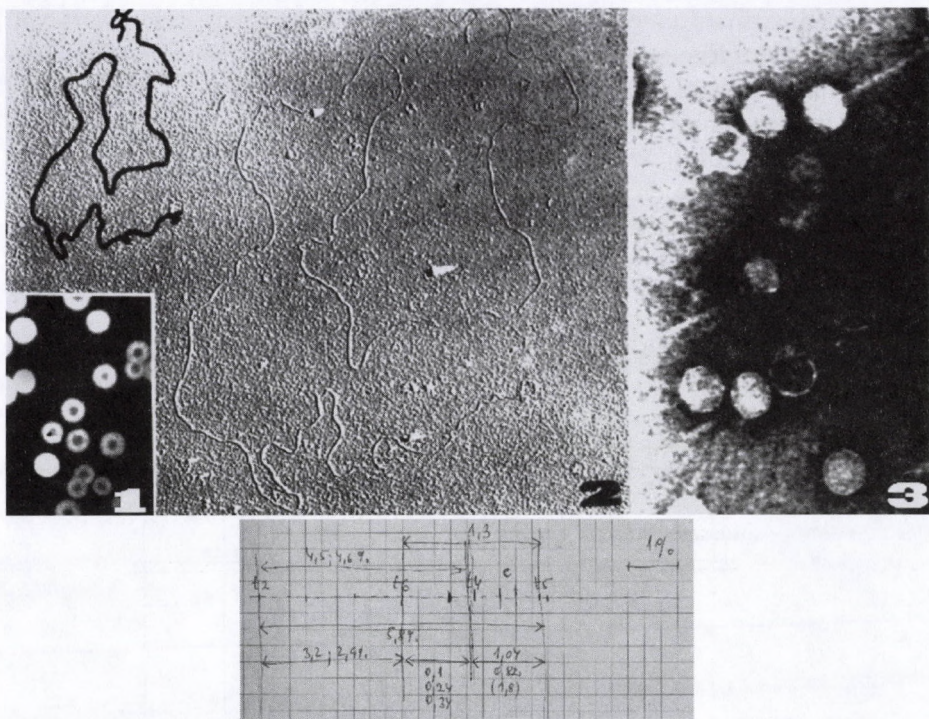


1. kép

Rollin D. Hotchkiss és Györffy Barna

Egy bizonyítás géntérképekkel

Az első géntérkép 1967 őszén készült idehaza. Sík Tiborral készítettük. Egy mérsékelt bakteriofág kései gőnjeiről szólt, és hőmérséklet-érzékeny mutánsokra épült [1]. A fág – a *Rhizobium meliloti* baktérium, a legfontosabb nitrogénkötő a lucerna gyökérgümőiben – mérsékelt bakteriofágja, a 16-3. Budapest környékén árokparti földben találtatott, de másik ökotípusa előkerült szegedi lucernaföldből is. Szende Kálmán jeles genetikus gyűjtötte egykoron. Elektronmikroszkóp-képeken megjelenő arányos geometriája, a mikrobiológiai kimutatásban kontrasztos tarfoltjai a baktériumpázsiton határozottan esztétikus jelenségek (2. kép).



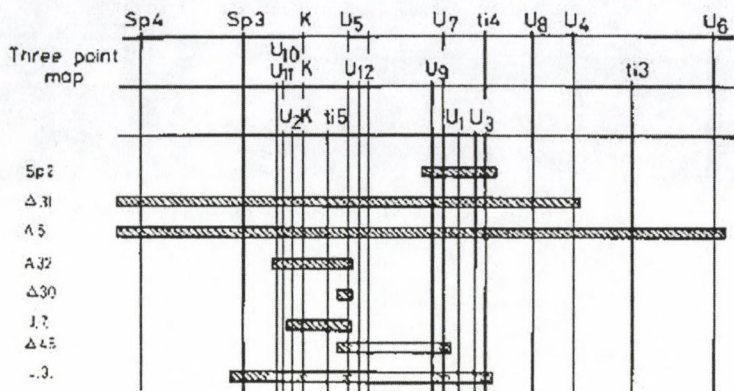
2. kép

A 16-3 fág. (1) tarfoltok baktériumpázsiton: vad típus, sötét közepű; C génben mutáns, átlátszó; (2) a fág kromoszómája, elektronmikroszkóp-kép; (3) a fág, elektronmikroszkóp-kép; (4) az első géntérkép egy részlete, 1967

Deléciók és C gén

Egy genetikai térképezési ellentmondás feloldásáról ejtenék néhány szót. Régen volt, 12 évig rágódtam felette. Ezt tekintem céhtagságom mester-munkájának. Megjegyzem, ez volt az első hazai munka, minden részletében és gondolatában, megvalósításában hazai posztó, amely Magyarországról publikáltatott a Geneticsben, a diszciplína első számú folyóiratában [2, 3]. A központi szabályozó gén finom felbontású térképét mutatom itt (3. kép).

A térképezési ellentmondás a crossing over természete és a crossing overre épült géntérképezés elmélete között feszült. Az elmélet alapja a pontszerű, autonóm és statisztikus fellépésű, azaz idealizált crossing over, amely a térképezési logikában, a jól ismert Haldane-függvényben ölt testet. Minden valamirevaló genetikatankönyv alapvető fejezete. Géntérképek sokasága bizonyította ezen térképezési logika használhatóságát. Ott van azonban az első fő ellentmondás, hogy a valós crossing over biológiai valóságában nem pontszerű, hanem kiterjedt. Magam kísérletesen is becsültem a hosszát, s ez több ezer bázispárt érintett a 16–3 fág DNS-én. Sokkal kiterjedtebb volt, mint azok a gének, amelyeket térképeztem. A valós crossing over nem teljesen statisztikus fellépésű, vannak kedvelt előfordulási pontjai a DNS mentén. Továbbá nem is teljesen autonóm események a crossing overek, hanem befolyásolhatják egymás fellépését, attól függően, milyen közel lépnek fel egymáshoz.

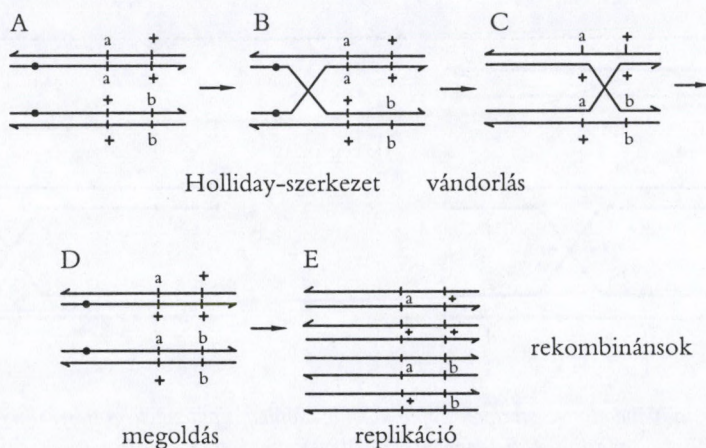


3. kép

A központi szabályozó gén (C gén) finom felbontású genetikai térképe.
A 3 faktoros térképek illesztése deléciókhoz

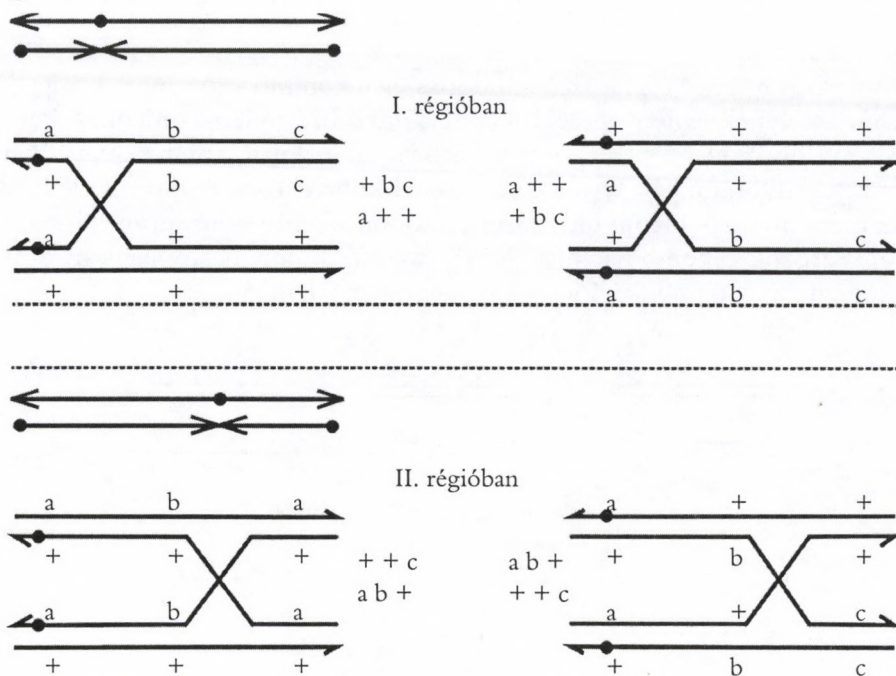
Az ellentmondás feloldásának és egyben a bizonyítási sor első lépése 8 géntérkép illeszthetőségének próbája volt. Készítettem 4 független 2 faktoros, 3 független 3 faktoros kombinációkon alapuló géntérképet. Az egyes független térképeket úgy építettem fel, hogy bármely kettőnek legyen legalább két közös pontja, ezáltal egymáshoz orientálhatók legyenek. A térképek így folytonos átfedő rendszert alkottak. A 8 géntérkép összecsusztathatónak bizonyult, mint valami ördöglakat kulcsai. És el kellett fogadnom a térképeket, hogy helyesen tükrözik a DNS és a C gén fizikai valóságát, mivel egy 8., elvileg is független logikával és művelettel, egy deléciós térképezéssel is ellentmondásmentesen illeszkedtek. Ez látható a 3. képen. Ma már senki sem térképezne így géneket, egyszerűbb lett a nyers és direk megoldás: klónozni és szekvenálni. Mi sem tesszük másként saját műhelyünkben. Egyetlen hiátust látok ebben a levezetésben, mégpedig azt, hogy feltételeztem: a deléciók kontinuusak voltak, illetve lehettek volna inverziók is. Genetikus barátaim, gondolom, ma is elnézik nekem ezt a pontatlanságot.

A magyarázatot a „Hosszú vándorlás és rekombináció” modell adta (4. kép), amelynek leglényegesebb elemeit mind bizonyítani tudtam. Sikertült például olyan kísérleti bizonyításokat kiagyalni faggal, amelyek egyébként csak a tömlősgombák tetrád elemzésével követhetők. A modell általánosabb érvényűnek bizonyult, hasonló módon sikerült magyarázni pl. a kloroplasztizok rekombinációját. Jó 15 év múlva, éppen egy egykori tanítványnak. S az ő publikációja is a Geneticsben jelent meg.



4. kép
Hosszú vándorlás és rekombináció (génkonverzió nélkül)

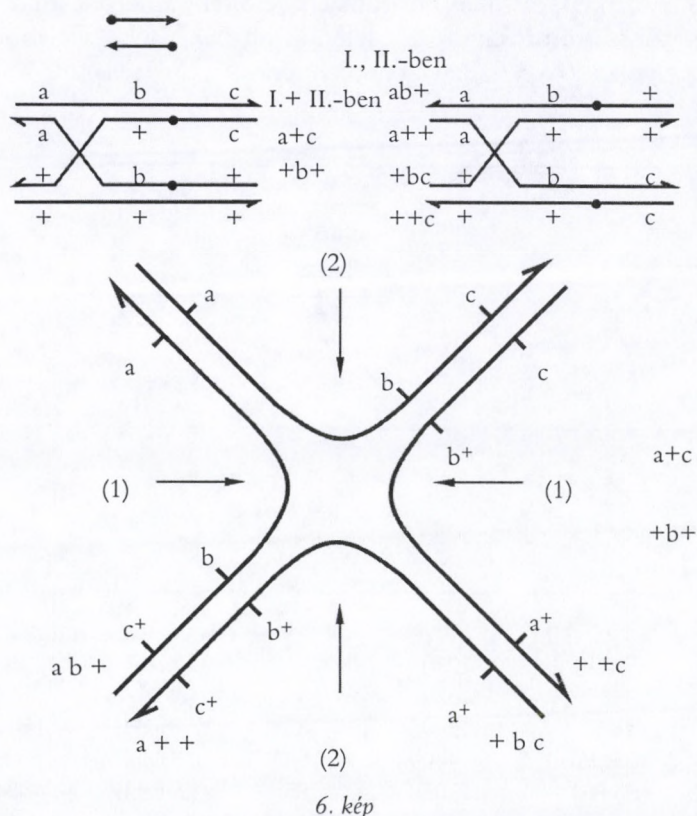
Néhány szót érdemel több térképezési megoldás is. Például a kétfaktoros térképezés belső mércével, amely alacsony szintre szorította le a mérések szórását. A kulcs a belső térképező etalon kitalálása volt, amelyre vonatkoztatni lehetett a mérendő gén térképezési adatait a kétfaktoros térképezéskor. Vagy egy másik, a génen belüli 3 faktoros intervallum-térképezés, amelyben a mai genomprogramokban oly sikerrel alkalmazott intervallum-térképezés egy precíziós megoldását valósítottuk meg az ún. rejtőzködő pont bevezetésével. A rejtőzködő pont megjelenéséből azonnal sorrendet mondott ez a 3 pontos térképezési megoldás. A rejtőzködőpont-logikát párhuzamosan és függetlenül a muslica rosy-génben is megvalósították. Ez utóbbi standard fejezete lett több akkori divatos tankönyvnek. Megjegyzem, szakmai szempontból a rekombináldó szituszokból és a rájuk építhető szelekciókból felépített „végállások” kigondolásában volt a legfőbb érték.



5. kép

Hosszú vándorlások (startpont: apró korong; vándorlás célterülete és iránya: nyílhegy) és a DNS-szerkezetek (Holliday-szerkezet) rotációs izomerjei (bal oldali vs jobb oldali szerkezetek). Rekombinációs lehetőségek (I. és II.) és eredményük. A rotációs izomerek megoldása azonos rekombinációkhoz vezet

Nekem a rekombinációs intermedier, az ún. Holliday-szerkezet alternatív megoldásainak felismerésénél olvadt végleg eggyé a klasszikus és molekuláris genetika az analízisben, amely minden vonatkozásban egyetemi oktatásomban is általános vezérelvvé lett. A DNS-molekulák rekombinációs szerkezetei a gondolkodásomban is teljes összhangba kerültek a 2 faktoros térképezéssel. A „Hosszú vándorlás” modellből eredező levezetés azt jelzi, hogy a rekombinálódó DNS-molekulák bármely térszerkezeti (rotációs) izomerje azonos genetikai végeredményt ad a térképezéskor (5. kép). Mi több, a 3 faktoros géntérképezés igazával is harmóniába hozhatók a DNS-szerkezetek (6. kép). Mesterségem címeréül ma is talán ezt a 6. képet választanám legszívesebben.

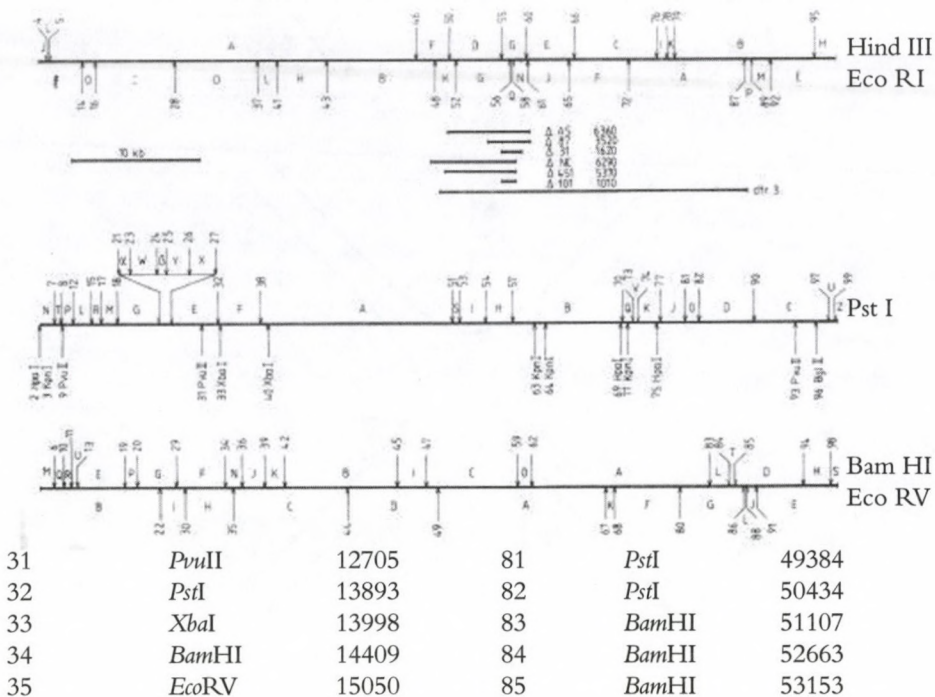


6. kép

Holliday-szerkezet vándorlása egyik crossing over régióból a másikba ($a-b \rightleftharpoons b-c$) és a következmény: vagy 2 duplán rekombináns, vagy 4 egyszeres rekombináns.
 Alul: a Holliday-szerkezet alternatív ábrázolása és megoldásai (1) és (2) hasítások mentén;
 (1) 2 duplán rekombináns, (2) 4 egyszeres rekombináns

16–3 géntérképezés

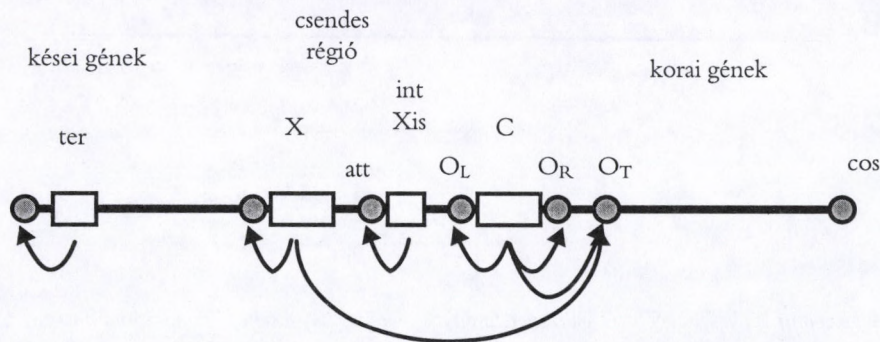
Ott kell folytatnom, hogy ez a genetika tempóban kapta a géntechnológiát, amikor idehaza elsőként Venetianer Pál környezetében az meghonosodott. Sokat köszönhetek néhai Sain Béla barátomnak. A 16–3 kromoszómáját egyszerű volt kinyerni, kegyes DNS volt. A fizikai térkép elkészítése volt egy látványos megoldásunk, amelybe már saját fejlesztésű számítógépes térképezési programokat is beépítettünk [4]. Ilyen volt a PMAP, korának legjobb programja, néhai Polner Gábor matematikus tanítványom kitűnő munkája [5a, 5b]. Itt állt előttünk a fizikai valóságot méretarányosan tükröző térkép. A térképpontokat koordináták jelölték, amelyek a kromoszóma egyik végétől számított távolságot jelentik bp-ban. Béla és Gábor emlékének is tisztelgek a 16–3 fizikai-genetikai térképével (7. kép).



7. kép

A 16-3 fág kromoszóma méretarányos térképe. Az egyes térképpontok restriktációs enzimhasítóhelyeket jelölnek. Kiemelt szakaszok: deléciók. Alul: néhány térképpont a térképkoordinátákkal (távolság bp-ban a bal oldali végponttól mérve)

A genetikai és fizikai térképet egymáshoz rendeztük, amelyet a 8. kép leegyszerűsítve mutat, a génműködések szabályozási köreivel kiegészítve. Egyik érdekessége volt a fág kromoszóma kiterjedt „csendes” területe, ahol nem találtunk létfontosságú géneket [6].



8. kép

A 16-3 fág vázlatos genetikai térképe (nem méretarányos). Téglalapok: szabályozógének; körök: szabályozási pontok a kromoszómán, ahol ezek a gének hatnak.

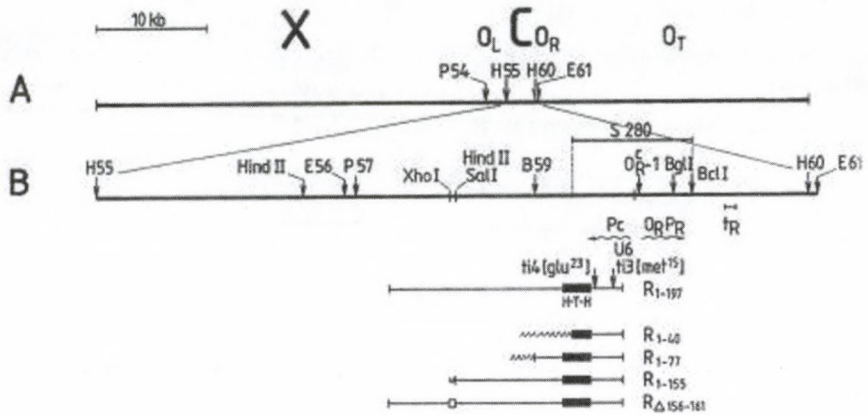
Korai gének: a fág életciklusának első felében működnek; kései gének: strukturális fehérjéket határoznak meg; csendes régió: létfontosságú géneket nem találtunk

Sejtés

Minden további megismerésünk iránytűje a géntérkép volt. Két génről szeretnék beszélni. Az egyik szabályozza a másik működését. Ez a másik pedig rekombinációkat katalizál. A szabályozógént veszem előre.

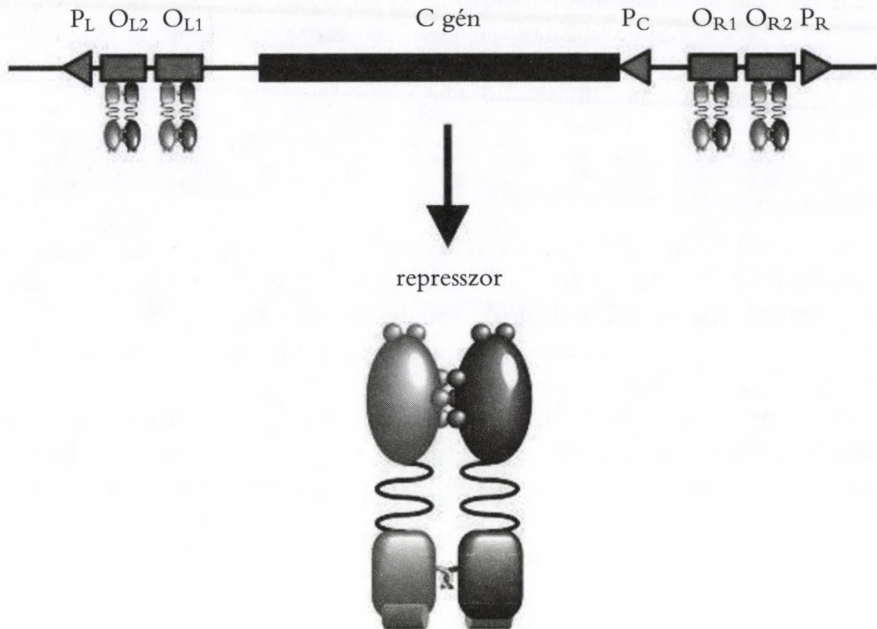
A C gén központi szabályozója ennek a genomnak [7]. Méretarányos térképet mutat a 9. kép.

Aprólékosan, molekuláris mélységekig feltártuk a gén biológiailag legfontosabb részeit, s ezek fontosságát, illetve a mutációk hatását kvantitatíve is jellemezni tudtuk. Ehhez természetesen (genetikai) mérőrendszert kellett építeni, amelyet a releváns gének megtervezett klónozásával és a *LacZ* (riporter) génnel oldottunk meg. Célunkat elértük: mérőszámokat és dimenziókat tudtunk a mutációkhoz rendelni. A C gén termékéről megállapítottuk, hogy egy represszor, amely homodimer fehérje. Ez utóbbit megint egy genetikai elemzés, az interallélikus komplementáció jelezte először [8]. A represszor operátorokhoz tapad. Az operátorok párosával keretezik a C gént (10. kép).



9. kép

A központi szabályozógén (C gén) méretarányos térképe. (A) a teljes kromoszóma hossza; (B) a központi rész kinagyítva. Alul: különböző C gén (mutáns) allélok méretarányos térképe

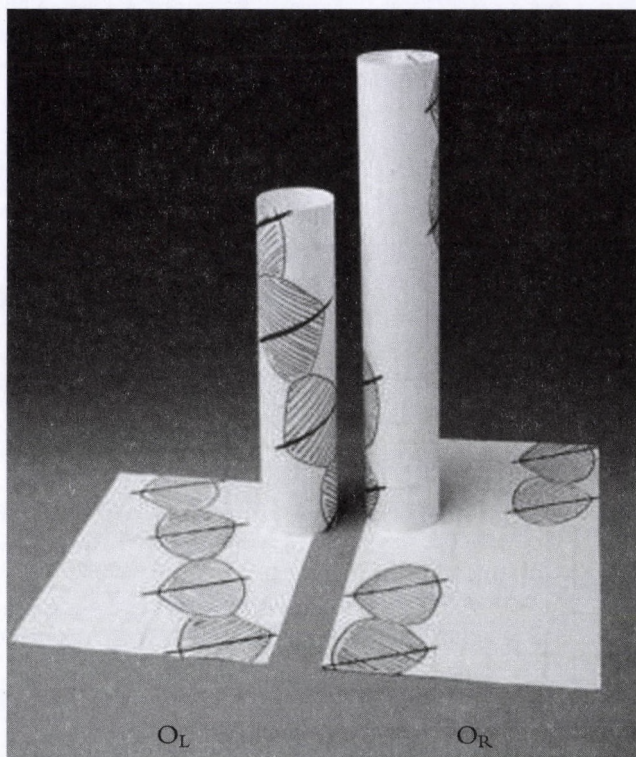


10. kép

A központi szabályozó- (C) gén, amelynek terméke a 16–3 (homodimer) represszor. A represszor operátorokhoz (O, téglalapok) kapcsolódva szabályozza a promoterek (P, háromszögek) működését

A jobb és bal oldali operátorok nem egyformák, ami különös megállapításunk volt, s amely azonnal szembeötlő térbeli illeszkedési kérdéseket vetett föl represszor és operátor, azaz a fehérje és a DNS között. A 11. képen a hengerek az operátor DNS-t körülíró hengerpalástot jelentik, alatta ugyanezek a palástok síkban kiterítve láthatók. A piros mezők az operátorok felszínét jelzik. A kép méretarányos.

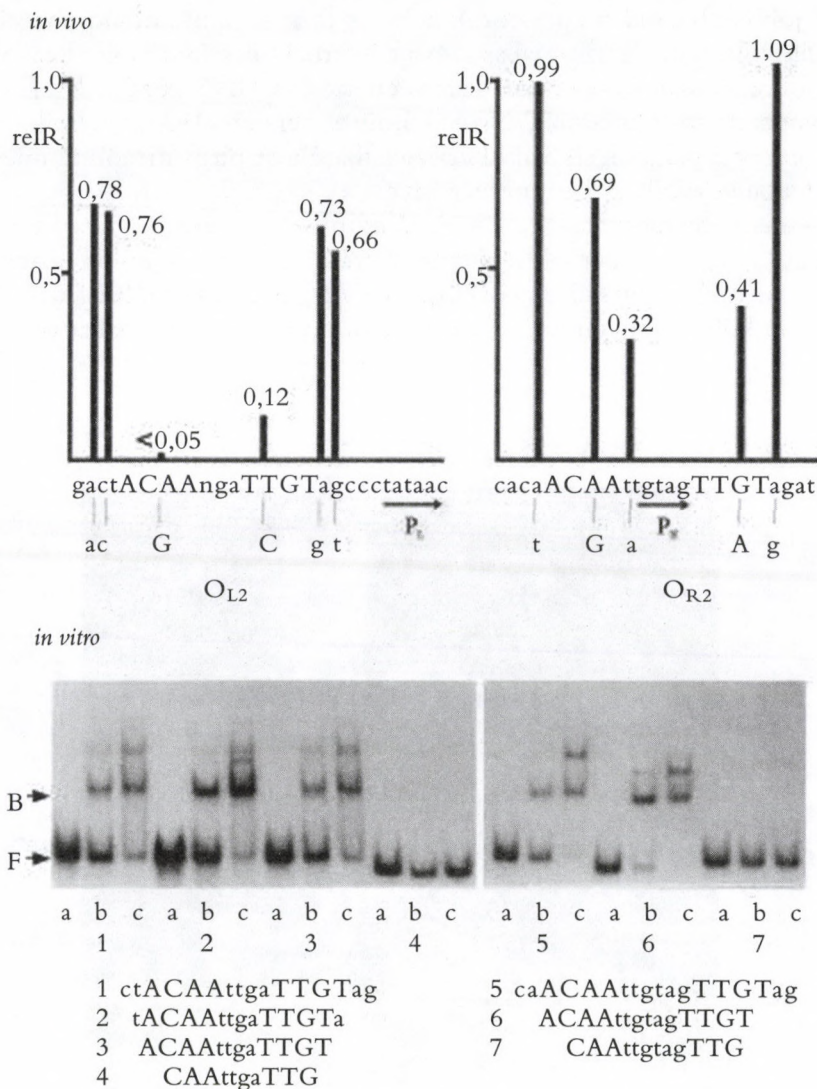
Kémiai kötés-pontossággal meghatároztuk az operátorok határait és méretét (12. kép). A két oldal elemi operátoregységei is különböztek [9]. Egyik hosszabb 2bp-val a másikinál, s ez 72° torziós különbséget is jelent. Nagyon különös megfigyelés volt ez, ami újabb térproblémákat vetett föl.



11. kép

Operátorok méretarányos modellje (hengerek). Piros mezők: a represszorral lefedett terület.

Téglalapok: a hengerpalástok síkban kiterítve



12. kép

Egy bal oldali (O_{L2}) és egy jobb oldali (O_{R2}) operátorelem behatárolása kémiai kötési pontossággal.

Felül: *in vivo* kísérletekkel (irányított mutációkkal); *relR*, a megváltozott bázis hatása az operátorfunkcióra: minél kisebb az érték, annál nagyobb a mutáció károsító hatása.

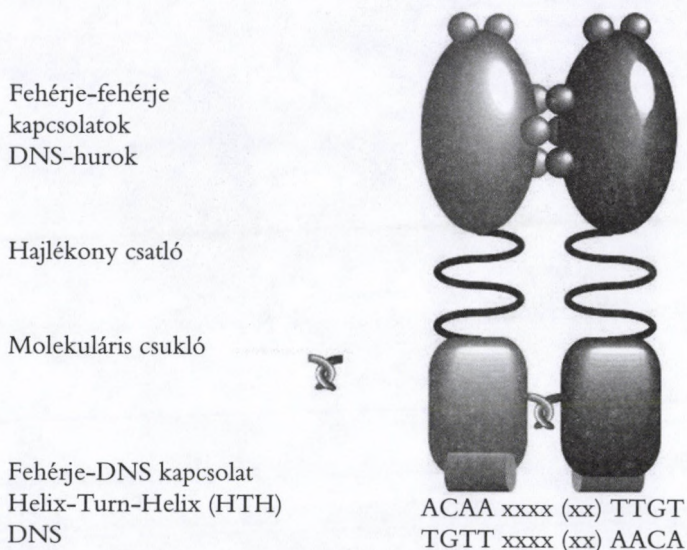
Alul: *in vitro* kísérletekkel („band shift” elemzés).

F, csupasz operátor DNS; B, represszor/operátor komplex.

Az operátorok határa az 5'ACAA...TTGT3' DNS szekvencia széleire esik

Represszor domének

A represszor rendkívül specifikus és sokoldalú szabályozást biztosít. Szerkezetét részben feltártuk. Forgásszimmetrikus test. Szerkezeti elemeiből kettőt azonosítottunk. Mások létezése sejtés csupán (13. kép). A DNS-hez illeszkedő szerkezeti elem, domén önállóan, a molekula testétől kiszakítva is megőrzi szerkezetét és DNS-hez kötődő képességét, *in vivo* és *in vitro* egyaránt [10]. Szokatlan és szerencsés összehasonlító genetikai bizonyítást találtunk a DNS és fehérje közötti molekuláris határfelületek kapcsolatára. Elsők között határoztunk meg ilyen kapcsolatokat Helix–Turn–Helix DNS-felismerő fehérjemotívum (HTH) esetében. Éppen elkészült a 434-es fág represszora és operátora kristályosítása a Harvardon és Cold Spring Harborban. Ez volt az egyik első nagy felbontású képet adó DNS-fehérje kristály. Rendkívüli szerencsénkre észrevettük, hogy 16–3 operátorok nagyon hasonlítanak a 434 operátorokhoz, továbbá azt, hogy a HTH-motívumok is hasonlítanak, miközben a két fehérje aminosavsorrendje nagyon más. Bizonyítottuk, hogy a két represszor és a két operátor csereszabatos [11]. *In vivo* is az, élő sejtekben is. Feltárult ezek után az a felszín, ahol a DNS és a fehérje specifikusan illeszkedik egymáshoz.

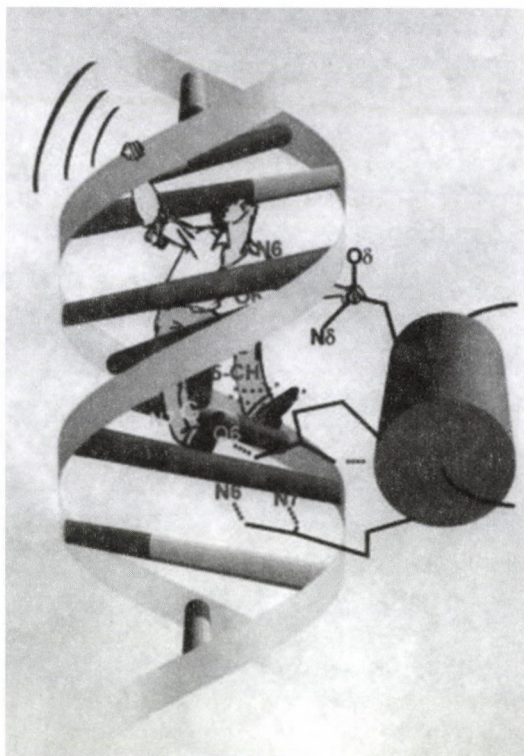


13. kép

A 16–3 represszor vélt és bizonyított szerkezeti elemei, valamint azok funkciói

Represszor és operátor illeszkedése

Most már atomi szintekre is merészkedtünk. Ez volt a mi homológiamodellezésünk. Rájöttünk, hogy pl. a DNS felé tekintő HTH aszparagin oldalláncával kezdeni kell valamit, hogy elérje a DNS-t. Jobb menetben csavarni és hajlítani kellett hozzá a DNS-t. Egyik Cold Spring Harbor-i látogatásomkor komputermodelleken mutatták meg nekem kollégák, hogy helyes ez a föltevés. Jól ismerték azt a Nature-publikációt, ahol ezt közöltük [11]. Valószínűleg egyikük bírálta is. Az én eljárásom alapvetően eltért az övéktől. Különös módszerre leltem. Elmentem a kristályhoz, és erős akarattal összetöpörödtem, bemásztam. Antal József barátom mindezt megörökítette (14. kép). Biztosan emlékszem, hogy fölfelé kellett nézni, mert úgy lehetett érzékelni a

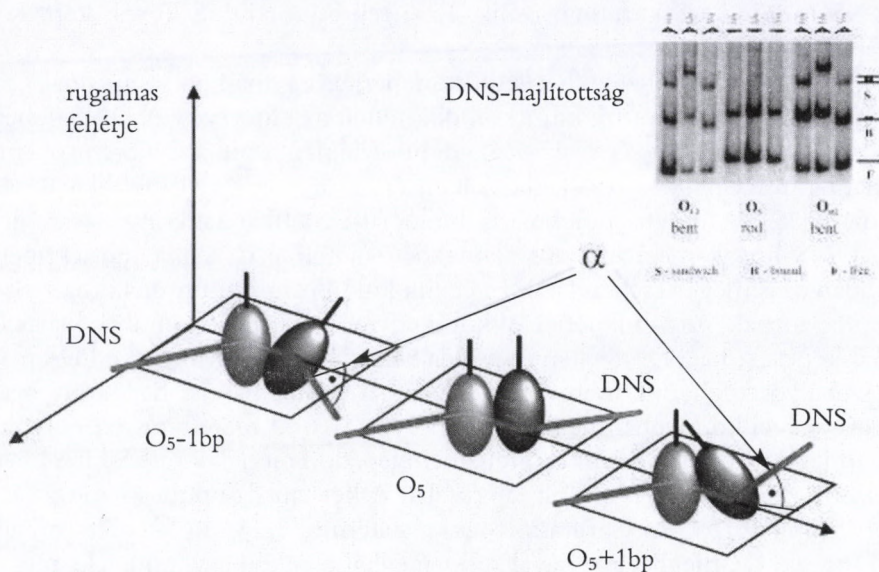


14. kép

A 16–3 represszor HTH motívumainak aszparagin-oldalláncát az operátor 4. és 5. bázispárjához közel kell hozni

DNS hajlítását, amelynek közepe a fél operátorok 4. és 5. bázisa közé esik. Végül is beigazolódott a sejtés. Az operátorokat ténylegesen meghajlítja a represszor. Sőt, a hajlítási középpontot is valószínűsíteni lehetett.

Az egyik természetes operátorban (O_L) ezek a pontok 4 bp-ra esnének, a másikban (O_R) 6 bp-ra. Elkészítettünk egy olyan mesterséges operátor DNS-t, amelyben a vélt hajlítási pontok 5 bp-ra vannak egymástól (O_5 -nek neveztük el), azaz éppen fél spirális fordulatra a DNS mentén. A DNS-szakasz, amely ezt az operátort hordozta, a represszorral úgy viselkedett fizikailag, mintha egy bot lenne, amiben van egy göcsört. Mindez csak akkor lehetséges, ha a két hajlítás ellentétes, ezáltal a hajlítási szögek kiegyenlítik egymás hatását. Továbbá szárai egyazon síkban vannak. Az 1 bp eltérések esetén, ami egyben a DNS-ben a bázok 36° tovafordulását is magával hozza, legyen ez akár 1 bp-nyi növelés, akár 1 bp csökkentés, azaz akár +, akár – irányú változás, az egyik szögcsőr kitor a síkból alul vagy felül. Az ered-



15. kép

Represszor alegységek illeszkedése az operátor DNS-hez és egymáshoz. Piros vonal: a DNS tengelye; tojásalakzat: represszor alegység. Az alegységek egymáshoz viszonyított elfordulása egy „csukló” mentén illeszkedést tesz lehetővé tükörszimmetrikus lefutású DNS-tengelyekhez. Felül jobbra: a DNS hajlítottságát igazoló kísérlet (pBend elemzés).

O_5 operátorban a kétszer meghajlított DNS-tengely egy síkban fekszik. A másik két esetben alul vagy felül azonos α szögben kitor ebből a síkból

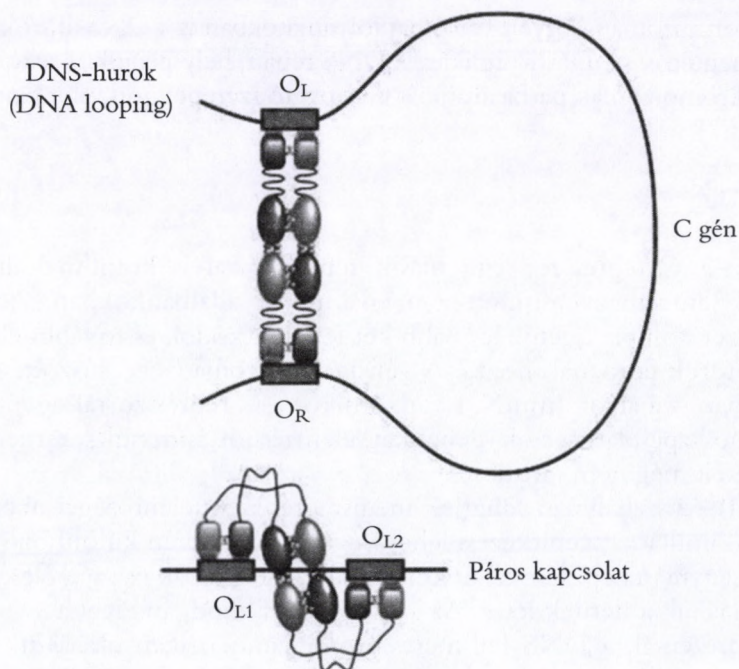
mény mindkét esetben azonos hajlítottsághoz vezet a térben [9]. A levezés geometriai alapját a dihedrális szögek viselkedése jelenti. A két természetes operátor DNS (O_L és O_R)-gerince jó közelítéssel tükörszimmetrikus lefutású lenne ezen az alapon. A represszor ugyanakkor a forgási szimmetria alapján épül föl az alapegységekből. Vajon mi teszi lehetővé a kétféle szimmetria illeszkedését? Egy „gépészmérnöki” megoldást találtunk, amit molekuláris csuklónak neveztünk el. A csuklóról mint fehérjeszerkezeti elemről nincs valós elképzelésünk. A genetikával eddig vitt a vonat (15. kép).

Dimerek kooperációja, LOOPING

A DNS és fehérje specifikus kapcsolatok legfontosabb összetevője a különböző fehérjék kapcsolatában rejtőzik. A megvalósulás a DNS-hurok vagy DNS looping szerkezetben rejlik. Ez a represszor DNS-hurok képzésére képes (16. kép).

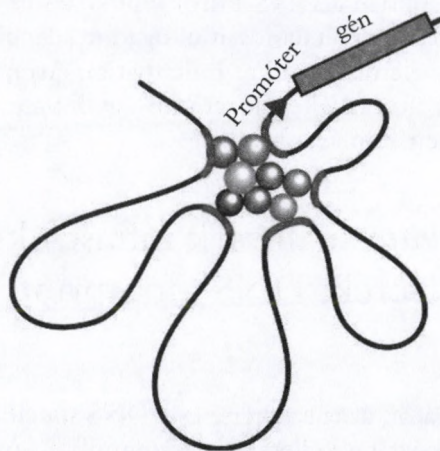
A távoli DNS felszínéhez kötődő fehérjék egymáshoz is tapadnak, miközben a DNS közöttük kihurkolódik, innen az elnevezés. A DNS/fehérje közötti tapadás „erőssége” 15–25x-re nő. Megjegyzem, a DNS-hurok-mechanizmust felfedező trió tagja voltam én is. Ezt egy Cell-publikáció adta közre [12]. Minden molekuláris biológiai-genetikai tankönyv része lett. A DNS-hurok-mechanizmus alapvetően új tényező volt a transzkripció-szabályozás megértésében [13]. Egyedüli különlegessége ugyanakkor a 16–3 represszornak, hogy a fehérjék akkor is egymásra találhatnak, és hurok kialakítására képesek, ha a DNS ellentétes oldalaihoz tapadnak. Minden eddigi példa a szabályozó fehérjék merevségét jelezte. A probléma egy hajlékony csatló segítségével könnyen áthidalható lenne. Ha a 16–3 represszor merev volna, nem lehetne a DNS ellenkező felszínein tapadó fehérjéket térközbe hozni. Mindez kísérletesen is igazolt tapasztalat. A két tapadási pont között a DNS egy további 180°-os csavarása is szükségeltetne. A 16–3 C represszorban a 3D szerkezet meghatározásával talán megelérhető lenne a „műszaki megoldás”, a fehérje szerkezete hajlékony összekötését biztosító „csatló”.

A DNS-hurok-képzés egy építkezési módra világított rá [14]. Bonyolult és érzékeny szabályozások jönnek létre azáltal, hogy a különböző transzkripció faktorokat egyetlen szabályozási komplexbe gyűjti (17. kép). Csak megjegyzem, hogy a szignáltranszdukció végállomása, amit egyesek pl. disztribútornak neveznek, valami hasonló képződmény lehet. De sok szabályozókomplexről derülhet ki, hogy DNS-hurokokra bontható. Idesorolható a transzvekciónak is, amikor egyik kromoszómáról közvetlenül szabályozódik egy másik gén egy má-



16. kép

Represszorok kooperálása DNS-hurokkal. Alul: kooperálás a DNS ellentétes felszíneihez kapcsolódó represszorok között, amit egy hajlékony molekulás csatló tehet lehetővé



17. kép

Építkezés DNS-hurkokból és szabályozó fehérjékből. Az eredmény: szabályozókomplex

sik kromoszómán. Egyéb biológiai folyamatokban is a DNS-hurok a szerkezeti megoldás: pl. DNS-replikáció, DNS repair, helyspecifikus rekombináció, sőt a kromoszómák párba állásánál is alapvető szerepet gondolnak neki.

ImmX

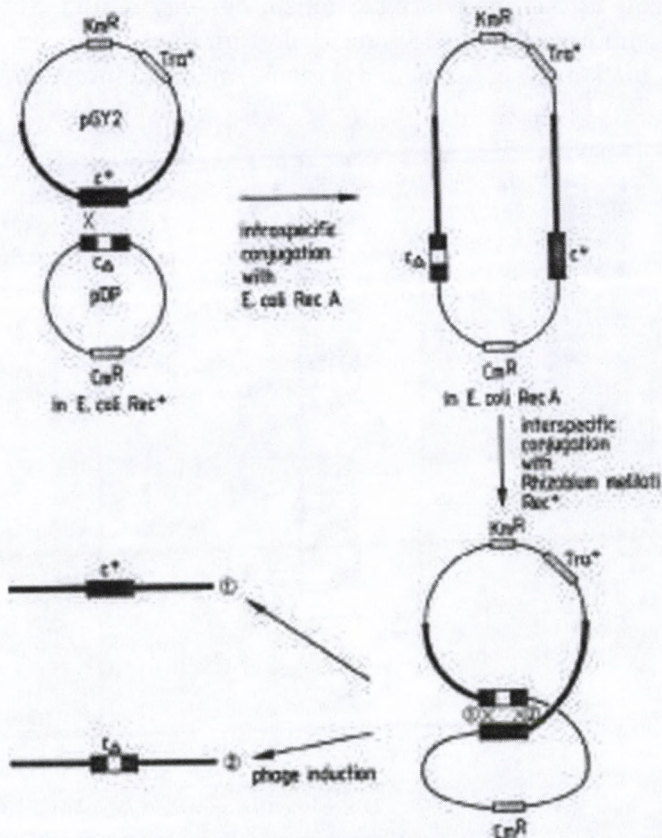
A 16–3 *C* represszor egy másik represszorral is kombinálódik. Ez az *immX*, amelyhez hasonlót nem találunk az adatbankokban. Az ImmX-rendszer komplex génje legalább két fehérjét kódol, és további elemek, pl. operátorok tartoznak hozzá. A gén két cisztronja összecúszott. Van, amit önállóan szabályoz ImmX, s van, amikor a *C* represszorral együttesen. Ez utóbbi kapcsolatot csak genetikai elemzésből ismerjük, a megvalósulás részleteit még nem tártuk fel.

A 16–3 szabályozó fehérjék megismerésének jelentőségét abban látjuk, hogy rámutat egy építkezési lehetőségre, amely során különböző specifikitások egymásra épülésével és kombinálásával újabbak és még élesebben differenciáltak jöhetnek létre. Az a szabályozási mód, amelyet a 16–3 *C* génje reprezentál, a DNS-felismerés atomi szintjén igen elterjedt. Nemcsak baktériumokban és fágokban fordul elő, hanem pl. a szelvényezett testfelépítést meghatározó génnek homeobox részlete nagyon hasonló DNS-fölismerő struktúrát határoz meg. A *C* represszorba épített molekuláris csukló tovább növeli a specifikusan megköthető DNS-felületek számát. A komplex szabályozásokban a DNS-hurok-építkezés és a különböző fehérjék együttműködése mára általánosan elfogadott alapelv. A 16–3 esete ott lehet jelentős, hogy elemi lépésekre mutathat rá. Arra, hogyan állítódik a váltó a génműködési útvonalak hálózatában egyik vagy másik fenotípus mint működés, mint végállomás irányába.

Az *in vivo* és *in vitro* analízisek infrastruktúrájáról: génfúziók, allélcserék, DNS „footprint”, DNS LOGO

A represszor és az operátor, azaz a fehérje és a DNS specifikus kötődésének elemzéséhez külön eszköztárat kellett kifejlesztenünk. Kiemelnék néhányat, amelyekben több-kevesebb primer szerepet játszott műhelyünk [10]. Meseterséges géneket állítottunk elő a DNS-kötő domén vizsgálatához. Össze-

építettük a DNS-kötő *C* gén részletet egy másik génnel, a *lacZ* génnel. A DNS-kötő domén önállósága magas fokát úgy bizonyítottuk, hogy a vad típusú represszor szerkezeti elemek (domén) mellett hőmérséklet-érzékeny mutáns allélból származó domént is összeépítettünk a *LacZ* génnel, azaz a fúziós gén több allelikus változatát is előállítottuk. A fúziós allélek, ill. fúziós fehérjék ugyanúgy viselkedtek az operátorokkal szemben, mint azok a represszor allélek, ahonnan a DNS-felismerő szerkezeti elem származott: ha hőmérséklet-érzékeny mutáns allél volt az őse, akkor fúziós leszármazottja is örökölte a hőmérséklet-érzékenységet. A precíz allélcseré-feladványt is megoldottuk: a kémcsőben előállított *C* génváltozatot „becseréltük” az eredeti allél helyére a 16–3 kromoszómán (18. kép). Olyan fág (azaz előlány)

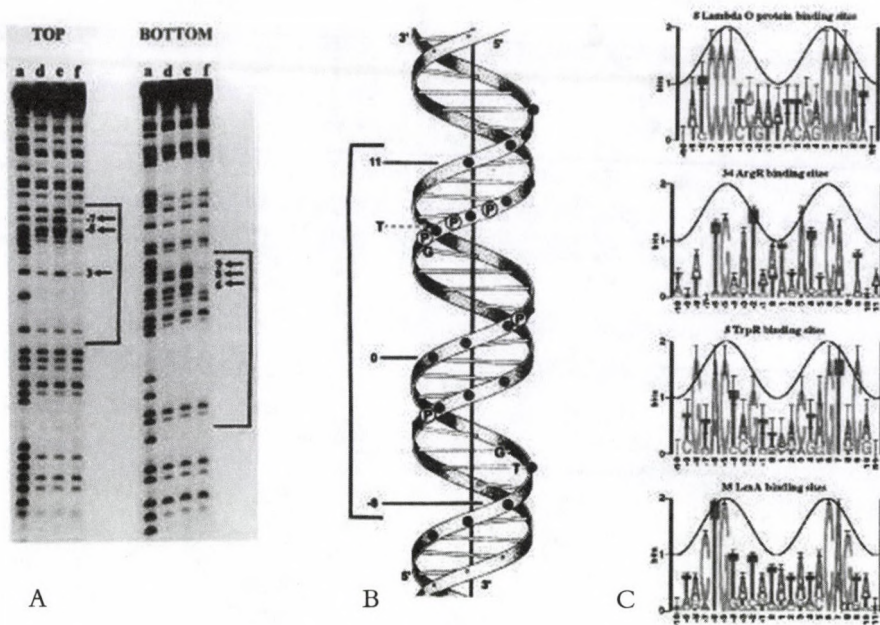


18. kép

Precíz allélcseré és fordított genetika. A kémcsőben előállított *C* gén változatot (balra felül *C*_Δ) „becseréltük” az eredeti génváltozat (*C*⁺) helyére (a bal alsó sarokban)

fejlődött ezek után, amelyben az általunk tudatosan készített génváltozat működött az eredeti helyett. Akár a természet is csinálhatta volna, s az eredet utólag megállapíthatatlan lenne. Ez egy pionír megvalósítása volt a fordított genetikának. Magasabb rendűekben, pl. élesztőben és nemrég muslicában oldották meg a feladványt. A megoldandó feladat a ritka kettős rekombinációs események hatékony kiemelése, amit mi a két crossing over lépés időbeli eltolásával és szelekciós lehetőségek beépítésével értük el.

Alkotó módon alkalmaztunk *in vitro* eljárásokat. Közülük is kiemelném a fehérje és a DNS közötti atomi kapcsolatok feltárását célzó ún. DNS-„footprint” elemzést, amely laboratóriumunk egyik erőssége [15]. Papp Péter kiváló munkatársam, egykori tanítványom informatikai megjelenítést is kidolgozott hozzá, amely a DNS-felszín egy-egy bázisra eső területének fontosságát informatikai mérőszámokkal (tört bitek) jellemzi. Ez a DNS LOGO. A bitek nagysága arányos a pozíció genetikai fontosságával (19. kép).



19. kép

Atomi kapcsolatok feltárása DNS és fehérje specifikus illeszkedésekor.

A: „footprint” kísérlet; B: „footprint” eredmény ábrázolása sematizált DNS kettős spirálon.

A fehérjével kapcsolatot teremtő foszfátsoportokat (P) és DNS-bázisokat (G, T) bejelöltük;

C: informatikai megjelenítés (Papp Péter DNS LOGO-ábrázolása).

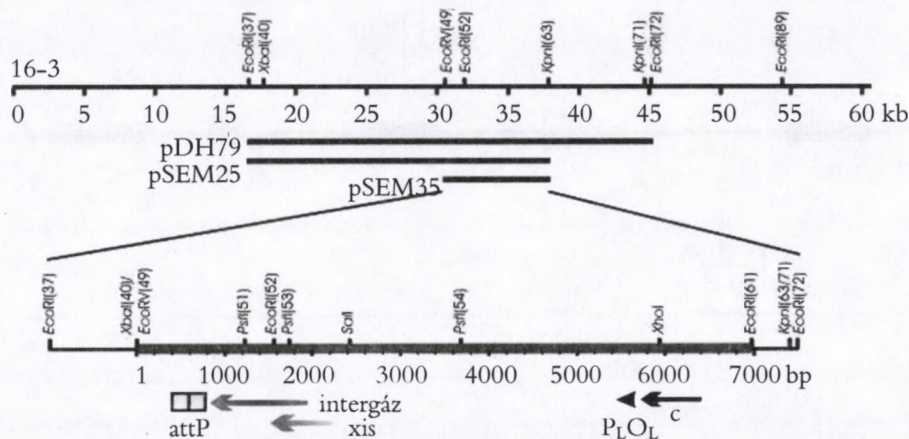
A betűk a DNS bázisait jelentik, a betűk nagysága arányos a pozíció „fontosságával”

Remény: 16–3 integratív rekombináció

Helyspecifikus rekombináció

A 20. képen a fágkromoszóma központi szegmense látható: a központi szabályozó régió génjei és a szabályozott gének egyike, s ez a gén történetesen a rekombinációért felelős, ez a 16–3 integráz *int/xis/att* rendszer. E rendszer részt vesz abban a folyamatban is, amely a géntérképezésben hasznosul, de fő feladata más. A fág kromoszómát építi be a gazdabaktérium kromoszómájába. Az ún. helyspecifikus rekombináció egyik tipikus előfordulásával állunk szemben. Esetünkben ezt a folyamatot az előbb tárgyalt C-represszor gén kontrollálja.

A helyspecifikus rekombináció az élővilágban a legszélesebben elterjedt életjelenségek egyike, amely különböző létfunkciók megvalósulásának kulcsa. Élesztők párosodási típusa így fejlődik ki, de az immunglobulin gének variációi is ezen az útvonalon alakulnak ki. Konkrétan, a helyspecifikus rekombináció kapcsán a miáltalunk elsők között feltárt részjelenségről kiderült azóta, hogy egy igen ősi funkció, amely már az Archeák, az ősbaktériumok világában is teljes fegyverzetben létezik. A kiinduló megfigyelés a következő: a *Rhizobium* baktérium kromoszómáján van egy magányos és ritka prolin transzfer RNS gén, amelynek közepe specifikus céltáblája a folyamatnak, a fágkromoszóma ide épül be [16, 17, 18]. Az ősbaktériumok fágjainál éppúgy



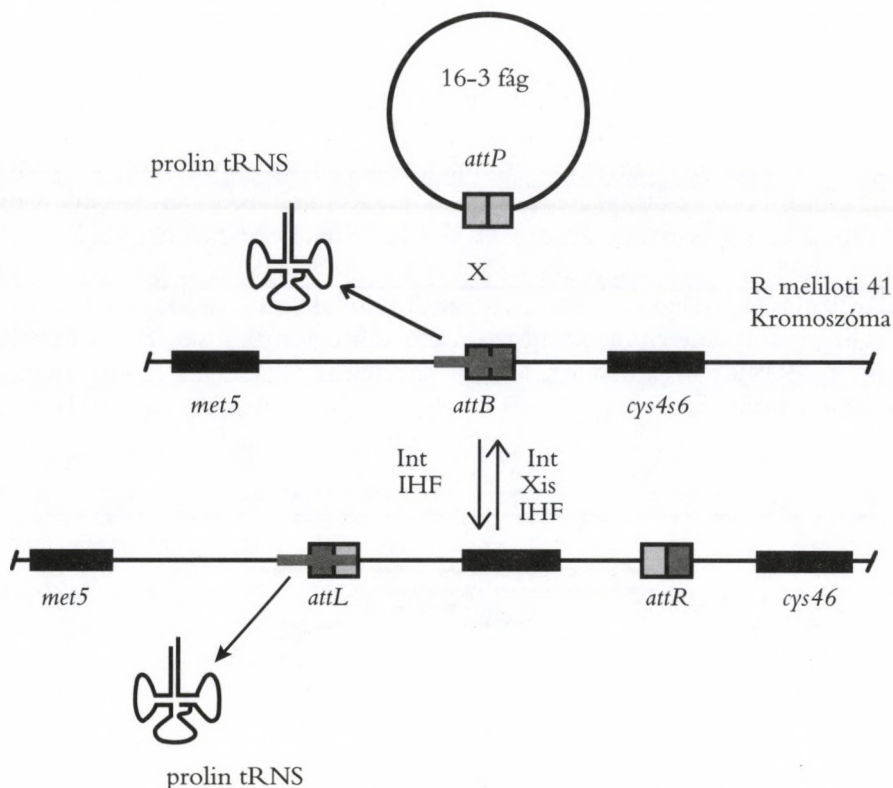
20. kép

A 16–3 represszor gén (C) és a helyspecifikus rekombinációs funkciók génjeinek (*xis*, integráz, *attP*) helyzete a kromoszómán

általános az ilyen tRNS gének kitüntetettsége, mint a valódi baktériumoknál és fágjaiknál. Néhány dolgot kiemelnék ebből a feltárásból.

(i) Azonosítottuk a helyspecifikus rekombinációs enzimek génjeit és a katalizált kémiai reakciókat (21. kép). Egykoron Sváb Zóra csoporttársam kaparta ki a gesztenyét a tűzből, aki fölfedezte a 16–3 fág speciális transzdukcióját. Kondorosi Ádámmal pedig az *attB* helyet térképezni tudtuk a baktérium kromoszómáján [19, 20].

(ii) Az integráz gén azonosításához egyszerűsített rendszert építettünk, amelyből az összes egyéb gént kidobtuk, s maradt a lényeg, egy plazmidon, ami az alapvető reakcióra képes, az *int* gén és a rekombinációs *att* szekven-



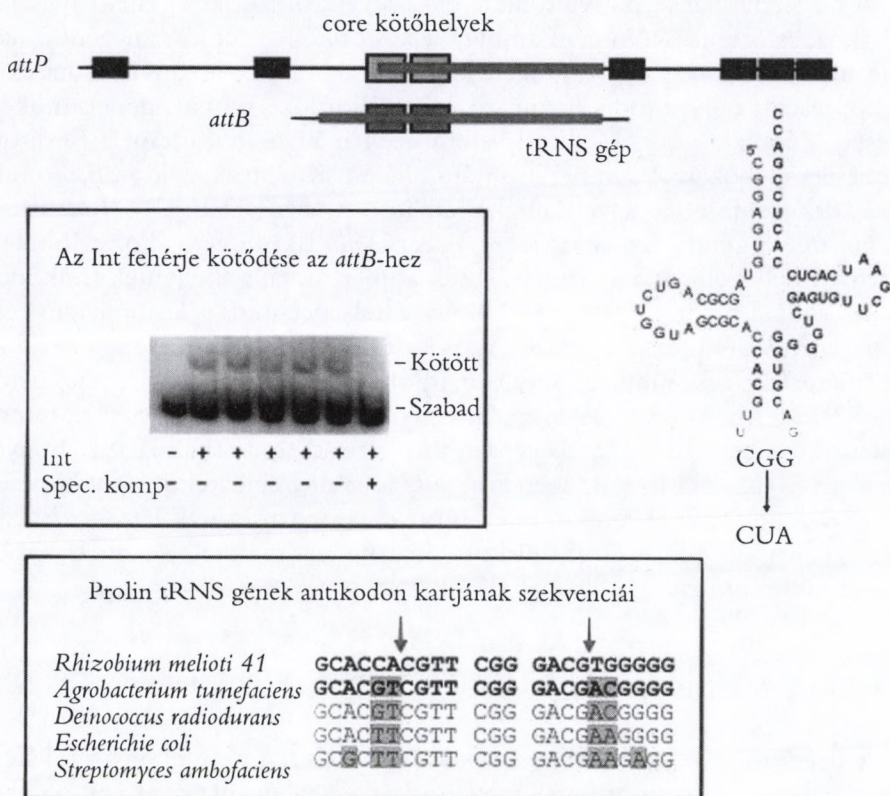
21. kép

A 16–3 fág helyspecifikus rekombinációja.

Az integráz (*Int*) által katalizált reakció: $attP + attB \rightarrow attL + attR$. *Int* és *Xis* együttműködve a fordított reakciót katalizálja. *IHF* a baktérium által kódolt segédfehérje. *attB* szakasz egy prolin tRNS gén belsejében fekszik, annak része.

cia. Majd bizonyítottuk, hogy az integráz egy tirozin rekombináz. Mind-
ezt fordított genetikai úton értük el. A génben a tirozinkódokat fenilalanin
kódokra cseréltük. A fehérjében ez minimális változást jelent, mindössze
egy hidroxilcsoport vész el. Mégis a 346. tirozin helyén a csere teljesen
működésképtelenné tette az enzimet [19].

(iii) Az integrációs rendszer működését megvizsgáltuk egy baktériumfa-
jokból épített molekuláris törzsfán [18]. Bizonyítottuk, hogy a 16–3 fágban
fölfedezett integrációs rendszer sokfelé működik a baktériumvilágban, és
mindenütt ugyanazt a magányos *prolin tRNS* gént veszi célba (22. kép). A bi-
zonyításnál döntő körülmény volt, hogy két magyar kolléga jelentős ered-



22. kép

Az attB hely és a prolin tRNS gén. Felül: attP és attB DNS szakasz „anatómiája”
(téglalapok: Int fehérje kötődési helyei). Középen jobbra: a prolin tRNS célzott átalakítása
„amber” szuppresszorá. Alul: attB helyek különböző baktériumokban
(mindegyikük egy prolin tRNS gén belsejében van)

ményére támaszkodhattunk. Kondorosi Éva a baktérium-„törzsfa egy leszármazási ágát” adta (baktériumtörzsek formájában), Koncz Csaba pedig méltán híres eljárását, az „eltalált kromoszómaszakasz plazmidban visszanyerését”.

Az att helyek és a prolin tRNS gén

Hátravolt azért a két leglényegesebb kérdés bizonyítása:

1. Valóban aktív génről van-e szó?
2. Ha igen, károsul-e a gén az integrációs folyamatban?

A bizonyításnál visszanyúltunk a '60-as évek romantikus genetikai észjárásához. A prolin tRNS gént amber, azaz stopkód szuppresszor génné alakítottuk át (22. kép). A gén aktív voltát akkor láttuk bizonyítva, ha ez a szuppresszor helyre tudja hozni stopkódot hordozó mutáns gének működését. Többféle génnek állítottuk elő ezek után, irányítottan, a fordított genetika eszközeivel „amber” mutáns alléljét. Közöttük volt az *Escherichia coli* LacZ génje is, amelyet „aligha láthatott a természetben” a *Rhizobium prolin tRNS* génje. Az amber szuppresszor prolin tRNS génváltozat minden esetben helyreállította a vizsgált gének amber mutáns alléljeinek működését. Elsőként bizonyítottuk ezzel, hogy a helyspecifikus rekombináció céltablája aktív gént takar. Ráadásul az is kiderült, hogy ez a gén épen kerül ki az integratív rekombinációs folyamatból. Tanulságos példa az evolúciót mozgató természetes szelekcióra is. Egy további kérdés, hogy ez az integrációs folyamat milyen szerkezetben jön létre. Bizonyosnak látszik, hogy a sejt egyéb faktorai is szükségesek az int/att rendszer hatékony működéséhez. A gének termékei a komplex DNS-fehérje struktúrák létrehozásában jeleskedhetnek, pl. a „DNS-hurkok” kialakulását segítve elő, amely a specifikus rekombinációs folyamat előfeltétele.

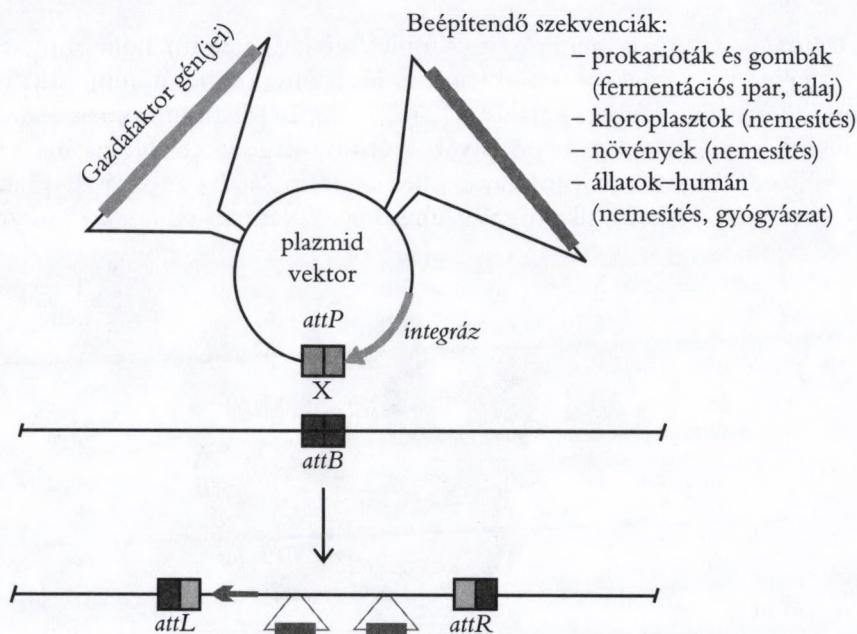
A hasznosítás lehetőségei

Egy ilyen mozgó egység, mint a 16–3 att/int/xis rendszer, ahogy modellkísérletekben bizonyítottuk is, egyéb géneket vihet magával, és stabilan beépítheti a legkülönbözőbb baktériumok vagy más lények kromoszómáiba [18, 21, 22]. Elvileg mindenütt, ahol megtalálja a megfelelő tRNS gén szekvenciáját, és rendelkezésre állnak a gazdafaktorok is. A folyamat a horizontális génáramlások egyik forrása, példa rá több ún. patogenitási sziget kialakulása különböző baktériumok genomjában. A 16–3 integrációs rendszert és a

működéséhez szükséges gazdafaktor-gének keresésére indultunk. Az adatbankokban hasonlóságok alapján kerestük a szóba jöhető géneket. Ez az ún. „kandidáns génekre építő”, célzott génvadászat. Meg is találtunk két gént, amelyeket összeépítettük a 16–3 int/att egységével. Ezzel, reményeink szerint, elkészült a prokarióta-eukarióta határokon is átlépni tudó, majdani precíziós génbeépítési eszköz lelke (23. kép). Ha teljességében megvalósul, akkor géneket lehet majd célzottan egy adott helyre bevinni a legkülönbözőbb élőlények kromoszómáján.

Kalandozások a genetikában

A 16–3 fágon kifejlesztett tudás bátorított arra, hogy a legkülönbözőbb biológiai folyamatok feltárásába is belevágjunk. Felvillantánk hármat az elmúlt néhány évből: egyet a baktériumvilágból, egyet a növényekkel összefüggésben, s egyet az állatvilágból.



23. kép

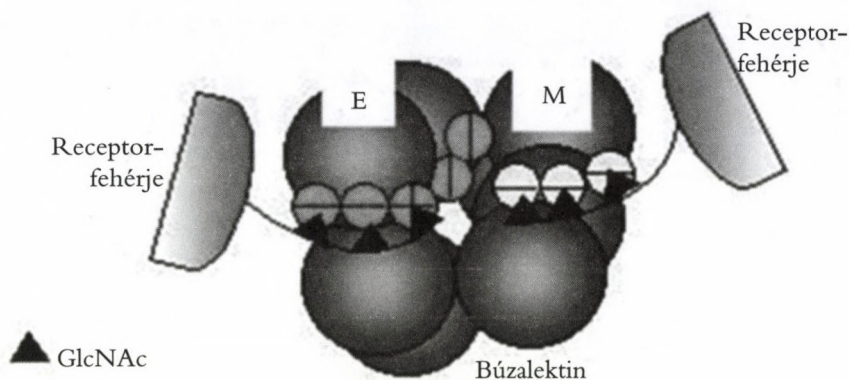
A 16–3 fág helyspecifikus rekombinációs rendszerének elképzelhető hasznosítási lehetőségei tetszőleges gének beépítéséhez tetszőleges kromoszómákba

Lektin és receptora határfelületi illeszkedéséről

A búza és az *Azospirillum* lazább szimbiózisban él. Feltártuk, hogy a búza gyökeréből kiválasztott lektin specifikusan hozzátapad a búza gyökérzónájában élő *Azospirillum* baktériumok felszíni receptorához, és egy jelátviteli kaszkádot indít el, amelynek a végén bekapcsolnak és heves működésbe kezdenek a talajban lévő nitrogéngáz asszimilációját, megkötését irányító gének. Kitűnő tanárnő kollégámmal, Kárpáti Éva adjunktusnővel egy nagy pontosságú genetikai mérőrendszert építettünk ki folyamat a követésére. Meghatároztuk pl. hogy a lektin receptor milyen oldalláncok révén kapcsolódik specifikusan a lektin cukorkötő felszíneihez (24. kép). Ez a munkánk akár genetikai analízis segédlettel megoldott struktúrbiológiai feltárásnak is elfogadható [23].

Bacitracin-szintézis gén

A Bacitracin szintetáz génje egy komplex gén. Egyetemi kollégáim, Sík Tibor professzor, egykori mentorom, és Holczinger András adjunktus barátom hívott társul ebbe a kalandba [24, 25, 26, 27]. Külön mikrokozmosz tárult fel: egyrészt a Gram-pozitív baktériumok géntechnológiájába vitt, másrészt egy különös peptidszintézishez (tiotemplát hasznosítása). Hatalmas fermentációs ipari alkalmazási lehetőségek vannak ebben a rendszer-



24. kép

Határfelületi illeszkedés búzalektin és *Azospirillum* sejtfelületi receptor között. E = elsődleges kötőhely; M = másodlagos kötőhely; háromszögek, poliszacharid oldalláncok

ben, a kombinációs kémia egyik biológiai-biotechnológiai megvalósulása. A géntechnológiával szinte tetszés szerinti mesterséges génváltozatok (és peptidek) építhetők fel az enzim alegységeit és a tiotemplát modulokat kódoló DNS-szekvenciákból.

A gímszarvas agancsa

A harmadik kitekintés a gímszarvasagancs fejlődésével kapcsolatos. A téma születésében tudományos, metodikai, gazdasági és érzelmi motívumok egyaránt szerepet játszottak. Az „érzelmi” motívum több évtizede létezett már, de végső elhatározásom is több mint 10 évi érlelődés és előtanulmány eredménye. Az agancs kifejlődését irányító gének vadászata a cselekmény. A DNS-technológiák mai teljessége adja a kelléktárat. Megjegyezném, hogy a mitológiánk csoda(gím)szarvasáról kiderült, hogy a zoológia gyöngye, és sokkal több, mint a királyi megjelenésű vad. A genetika „szent” lényei közé kerülhet azáltal, hogy a patások genetikai megismerésének referenciamodellje lett, amit elsősorban az a szerencsés körülmény tett lehetővé, hogy géntérképezésre alkalmas fajhibridet adott egy másik, egyébként nagyon ritka szarvasfajjal, a miluval. A modern technológia, elsősorban a mikroszatelliták alkalmazása és az ún. LOD-statisztika tette lehetővé a térképszerkesztést, ami kiegészült az emlősök adta összehasonlító géntérképezések lehetőségeivel. A szarvasfélék genetikai kutatása akár hazai specialitássá is kiforraszthatja magát. Megoldották kontrollált tenyésztését, rideg tartású házasítását. Idehaza pl. Kaposvárott az egyetemen. S nem elhanyagolható körülmény az sem, hogy a hazai állomány Gemencen, a Duna–Dráva Nemzeti Park területein és a Dél-Dunántúlon, vadászati és trófeaértékét tekintve, a legkiválóbb a világon. Az agancsfejlődés kutatása sokirányú lehetőségeket rejt. Alap kutatásban a csontfejlődés genetikai hátterének feltárásához alapmodell. Igen jelentős lehet a vadgazdálkodási hasznosítás is – pl. kiváló állományok jellemzésekor, leszármazások követésekor. Az orvosbiológiai és gyógyászati vonatkozások pedig különösen értékesek, pl. osteoporózis, csonttörések, csontsebek gyógyítása vonatkozásában. Senior munkatársam, Papp Péter ambícióit is megnyerve a távlatos tervnek, műhelyünk közös, nagyszabású munkába kezdett, összefogva Lakatos Péter professzor laboratóriumával a SOTE I. sz. Belgyógyászati Klinikáján. Itt kell megköszönöm Ádám Veronika akadémikus professzor asszonynak is, hogy létrehozta ezt a találkozást.

Szarvasok fejlődő bársonyos agancsából, bordáiból és csigolyáiból, szarvas-embriók porclemezéből kivont mRNS-ekből, emberi génekből épített DNS-csipekből, szarvas és emberi ortolog gének klónozásából, amelyet patások genetikai adatbázisai kombinatív felhasználása tett lehetővé, a gének szöveti működési helyének és intenzitásának kvantitatív meghatározásából, olyan megismerési útvonalat fejlesztettünk, amely 80 gént a látómezőbe hozott (az összes gén mintegy 0,2%-a). Valamennyi működése a csont biológiájához köthető. Mintegy fele részük ez idáig ismeretlen volt. A gének gyógyászati hasznosítását célzó fejlesztés elkezdődött. A Széchenyi Terv Nemzeti Kutatási Fejlesztési Programja jelentős támogatását nyerte el a „szarvasagancs” koncepció, 2001 és 2004-ben.

Iskola

Kiváló tanárim voltak Lágymányoson, a Feneketlen-tó mellett a József Attila Gimnáziumban. A tanulás értékét központba helyező családban nőtem fel, tudást becsülő osztályközösségben érettségiztem [28]. Alkotó közösségekben dolgozhattam, sohasem magányos farkasként és sohasem futószalag mellé kényszerült bedolgozóként. Legnagyobb adományának azt tartom, hogy tagja voltam az MTA SZBK Genetikai Intézete alapító nemzedékének, ahol a genetika iránti viszonyunk és értékrendünk kiforrtta magát, és mély barátságok kötőanyaga lett. Színes egyéniségű és tehetségű társaimtól sokat tanultam. Duda Ernő a biokémiai és genetikai gondolkodás együttes kezelését jelentette nekem, Regős János a mikrobiológiát, Szabad János társat a genetikai analízis mélységeiben. Gausz Jánostól és Maróy Pétertől a „Drosophilát” tanultam, Bencze Gábortól a „sorstérképet”, Kiss Istvántól a „kromoszómamechanikát”, Hadlaczky Gyulától a „kromoszómát”, Maliga Páltól a „molekuláris” növénygenetikát, Raskó Istvántól és Venetiáner Anikótól a szomatikus sejtek genetikáját. Sváb Zórának a 16–3 transzdukciónak felfedezését köszönhetem, ami az integrációs rendszer feltárásának kulcsa volt. Kondorosi Ádám hatására épült be analízis-eszköztáramba a „kapcsolásos” elemzés. Kiss György Botondban géntérképezési szenvedélyem továbbéltetőjét kaptam, Gyurkovics Henrikben tanítványból lett szellemi társat zoológiához és komplex genetikai analízisekhez. Fodor Istvánban leltem társra „λ-genetikában”, Pongor Sándorban pedig a DNS/fehérje kapcsolatok feletti töprengésben. Feleségem, Buzás Zsuzsa vegyész hozzáértése többször húzta ki a kátyúból fehérje- és DNS-analitikánk elakadt szekerét. Nagymértékben alakította gondolkodásomat és fej-

lődésemhez alapvetően járult hozzá John Wootton és Sankar Adhya molekuláris biológusok hatása és mentori barátsága a leedsi egyetemen Angliában és a National Institutes of Health-ben (Bethesda, USA).

Az egyetemi oktatás hamar megtalált Szegeden (JATE, 1974), majd Gödöllőn (SZIE, 1990), s most már, talán véglegesen, az ELTE Genetikai Tanszékén. Sok tanítvánnyal köt össze a kísérletes genetika, a molekuláris biológia és a barátság. Többen lettek nemzetközi rangú kutatók és vezető oktatók, a genetika egyetemi tanárai, genetikai kutatóintézetek igazgatói. S bízom abban, lesz, akinek a székhelyén is ott leszek. Fágok genetikáján felnőtt tanítványaimmal kutattam és kutatok. Műhelyt alkotnak és alkotunk. Külön ki kell emelnem Papp Péter, Kárpáti Éva és Holczinger András vezető munkatársaimat, a doktoranduszok közül pedig Semsey Szabolcsot, Nagy Tibort, Ponyi Tamást és Papp Istvánt. Az előadásomban bemutatott kísérleti anyag jórészt az ő kiváló hozzájárulásukkal valósult meg.

Irodalom

1. Orosz, L. and Sik, T. (1970): Genetic mapping of Rhizobiophage 16-3. *Acta Microbiol. Acad. Sci. Hung.*, 17, 185-194.
2. Orosz, L. (1980): Methods for analysis of the C cistron of temperate phage 16-3 of *Rhizobium meliloti*. *Genetics*, 94/2, 265-276.
3. Orosz, L., Rostas, K., Hotchkiss, R. (1980): A comparison of two pint, three point and deletion mapping in the C cistron of Rhizobium phage 16-3, and an explanation of the recombination pattern. *Genetics*, 94/2, 249-263.
4. Dorgai, L., Polner, G., Jonas, E., Garamszegi, N., Ascher, Z., Pay, A., Dallmann, G., Orosz L. (1983): The detailed physical map of the temperate phage 16-3 of *Rhizobium meliloti*. *Mol. Gen. Genet.*, 191, 430-433.
- 5a Polner, G., Dorgai, L., Orosz, L. (1984): PMAP, PMAPS DNA physical map construction program. *Nucl. Acid Res.*, 12/1, 227-236.
- 5b Polner, G., Dorgai, L., Orosz, L. (1985): PMAP, PMAPS: DNA physical map constructing programs. In *The applications of computers on nucleic acids II*. (Eds: Shöll and Roberts), IRL Press, Oxford
6. Dallmann, G., Orosz, L., Sain, B. (1979): Restriction mapping of DNA of temperate *Rhizobium meliloti* phage 16-3: Comparison of Genetic and Physical maps indicates a long, genetically silent chromosomal arm. *Mol. Gen. Genet.*, 176, 43-448.
7. Orosz, L., Svab, Z., Kondorosi, A., Sik, T. (1973): Genetic studies on Rhizobiophage 16-3 I. Genes and functions on the chromosome. *Mol. Gen. Genet.*, 125, 341-350.

8. Dudas, B., Orosz, L. (1980): Correlation between the map position and the genotype of Cti mutants in the C cistron of *Rhizobium meliloti* temperate phage 16-3. *Genetics*, 96, 321-329.
9. Papp, P., Nagy, T., Ferenczi, Sz., Élő, P., Csiszovszki, Zs., Buzás, Zs., Patthy, A., Orosz, L. (2002): Binding sites of different geometries for the 16-3 phage repressor. *Proc. Natl. Acad. Sci. US*, 99/13, 8790-8795.
10. Dallmann, G., Marincs, F., Papp, P., Gaszner, M., Orosz, L. (1991): The isolated N-terminal DNA binding domain of the C repressor of bacteriophage 16-3 is functional in DNA binding in vivo and vitro. *Mol. Gen. Genet.*, 227, 106-113.
11. Dallmann, G., Papp, P., Orosz, L. (1987): Related repressor specificity of unrelated phages. *Nature*, 330, 398-401.
- 12a Irani, M., Orosz, L., Adhya, S. (1983): A functional operator within a structural gene: The gal operon of *Escherichia coli*. *Cell.*, 32, 783-788.
- 12b Irani, M., Orosz, L., Busby, S. Thanguchi, T. Adhya, S. (1983): Cyclic AMP-dependent constitutive expression of gal operon: use of repressor titration to isolate operator mutations. *Proc. Natl. Acad. Sci. US*, 80, 4775-4779.
13. Irani, M., Orosz, L., Adhya, S. (1992): A functional operator within a structural gene. In *The Power of Bacterial Genetics*. (Eds.: Beckwith and Silhavy.) CSHL Press, 388-393.
14. Adhya, S., Majumdar, M., Polymeropoulos, Orosz, L. and Irani, M. (1985): Mechanism of gal repressor action. *Alan R. Liss, Inc: Sequence Specificity in Transcription and Translation*, p. 245-254.
15. Papp, P. P., Elo, P., Semsey, S. and Orosz, L. (2000): Footprinting studies of specific complexes formed by RepA, a replication initiator of plasmid pCU1, and its binding site. *J. Bacteriol.*, 182, 5409-5415.
16. Papp, I., Dorgai, L., Papp, P., Jonas, E., Olasz, F., Orosz, L. (1993): The bacterial attachment site of the temperate *Rhizobium* phage 16-3 overlaps the 3' end of a putative proline tRNA gene. *Mol. Gen. Genet.*, 240, 258-264.
17. Dorgai, L., Papp, I., Papp, P., Kalman, M., Orosz, L. (1993): Nucleotide sequences of the sites involved in the integration of phage 16-3 of *Rhizobium meliloti* 41. *Nucl. Acids Res.*, 21, 1671.
18. Semsey, Sz., Blaha, B., Köles, K., Orosz, L., P. Papp, P.: Site-Specific Integrative Elements of *Rhizobiophage 16-3* Can Integrate into Proline tRNA (CGG) Genes in Different Bacterial Genera (2002). *J. of Bacteriology*, 2002, 184/1, 177-182.
19. Semsey, S., Papp, I., Buzas, Z., Patthy, A., Orosz, L. and Papp, P. P. (1999): Identification of site-specific recombination genes *int* and *xis* of the *Rhizobium* temperate phage 16-3. *J. Bacteriol.*, 181, 14, 4185-192,
20. Svab, Z., Kondorosi, A., Orosz, L. (1978): Specialised transduction of a cystein marker by *Rhizobium meliloti* phage 16-3. *J. Gen. Microbiology*, 106, 321-327.
21. Elo, P., Semsey, Sz., Kereszt, A., Nagy, T., Papp, P. and Orosz, L. (1998): Integrative promoter cloning plasmid vectors for *Rhizobium meliloti*. *FEMS Microbiology Letters*, 159, 7-13.

22. Hermes, E., Olasz, F., Dorgai, L., Orosz, L. (1992): Stable incorporation of genetics material into the chromosome of *Rhizobium meliloti* 41: Construction of an integrative vector system. *Gene*, 119, 9–15.
23. Karpáti, E., Kiss, P., Fendrik, I., de Zamaroczy, M., Orosz, L. (1999): Integration of *Azospirillum lipoferum* with wheat germ agglutinin stimulates nitrogen fixation. *J. Bacteriol.*, 181:13, 3949–3955.
24. Tran, L. S. P., Szabo, L., Fulop, L., Orosz, L., Sik, T., Holczinger, A. (1998): Isolation of a β -Galactosidase-Encoding Gene from *Bacillus licheniformis*: Purification and Characterization of the Recombinant Enzyme Expressed in *Escherichia coli*. *Current Microbiology*, 37, 39–43.
25. Tran, L. S. P., Szabo, L., Orosz, L., Sik, T., Holczinger, A. (1998): Construction of a single-copy integration vector and its use to study gene expression in *Bacillus licheniformis*. *Microbiology*, 144, 2573–2578.
26. Nagy, T., Simpson, P., Williamson, M. P., Hazlewood, G. P., Gilbert, H. J. and Orosz, L. (1998): All three surface tryptophanes in Type Iia cellulose binding domains play a pivotal role in binding both soluble and insoluble ligands. *FEBS Letters*, 429, 312–316.
27. Ponyi, T., Szabo, L., Nagy, T., Orosz, L., Simpson, P. J., Williamson, M. P., and Gilbert, H. J. (2000): Trp22, Trp 24 and Tyr8 play a pivotal role in the binding of the family 10 cellulose-binding module from *Pseudomonas xylanase* A to insoluble ligands. *Biochemistry*, 39, 5, 985–991.
- 28a Orosz, L. (1995): Twist and Space: the enigma of the phage repressor. *Bull. Of the Univ. Of Agric. Sci.*, Gödöllő, 59–70.
- 28b Orosz L. (1997): *Hézag és csavar. Saxa Loquuntur. Műhely és szentély – nem középkorok lakás fokon a Lágymányoson.* (Szerk. Vasbányai.) Stádium, Budapest, 100–105.
- 28c Orosz L. (1998): *Genetika, genetikai, genetikus. Hivatás és hitvallás.* (szerk. ifj. Fasang Á. és Fodor A.) Mundus Magyar Egyetemi Kiadó, Budapest, 461–472.
- 28d Kapitány K. (2000): Egész életemben „berepülő pilóta” voltam. Beszélgetés Orosz László genetikussal. *Természet Világa*, 131/1, 12–16.

Pócs Tamás

AZ MTA RENDES TAGJA

A KRYPTOBIOTIKUS KÉREG ÉS SZEREPE A SZÁRAZFÖLDI ÖKOSZISZTÉMÁKBAN

Elhangzott 2002. október 15-én

Páricsyné Komáromy Zsuzsa
emlékének
(1943–1985)



Mottó:

„Mily számtalanok a te műveid, Uram!
Mindazokat bölcsen alkottad meg
és betelt a föld a te gazdagságoddal.”
(Zsoltárok könyve, 104, 24.)

1. Bevezetés

Amikor törtem a fejem a jelen székfoglaló tematikáján, arra gondoltam, nem volna illendő, újra a mohák taxonómiájáról és az esőerdők ökológiájáról beszélnem, bár az elmúlt években is időm nagy részét ezek a kutatások kötötték le. Ezért olyan mondanivalót választottam, amivel ugyan csak tavaly óta foglalkozom behatóan, de amely számos izgalmas, új kérdést és problémát vet föl, és talán hátralévő éveimet fogja kitölteni. Ez persze kisé merész dolog, mert könnyen tetten érhetik a tárgyban kezdő voltomat, de talán megbocsátják, ha Önökre is átragad egy kicsi abból a lelkesedésből, ami engem eltölt ennek a mikrovilágnak a feltárása során. Motivá-

ciómról még annyit, hogy amikor tavaly feleségemmel az ausztrál mohafióra kutatásán dolgoztunk az Arnhem-föld és a központi „vörös sivatag” vidékén, engem megdöbbentett, hogy ahol semmi makrovegetáció nem él, vékony, vörösbarna, lilás vagy fekete kéreg vonja be a talajt, köveket, sziklafalakat. Sőt, ahol már összefüggő, bár száraz, nyílt fás vegetáció van, ott is ugyanez a kéreg vonja be a fák kérgét, a nálunk megszokott nagyobb termetű mohák és zuzmók helyett. Ezt a bevonatot megvizsgálva, mindig cyanobaktériumok tömegét találtam, amihez esetleg mikrogombák, apró mohák és kéregzuzmók társultak. Nem volt nehéz felismerni bennük a kryptobiotikus kérget, ugyanakkor rájönni arra, hogy a hazai löszfalainkon általunk vizsgált (Pócs, 1999; Kürschner–Pócs, 2002) félsivatagi jellegű kryptogám társulások is ebbe a fogalomkörbe sorolhatók.

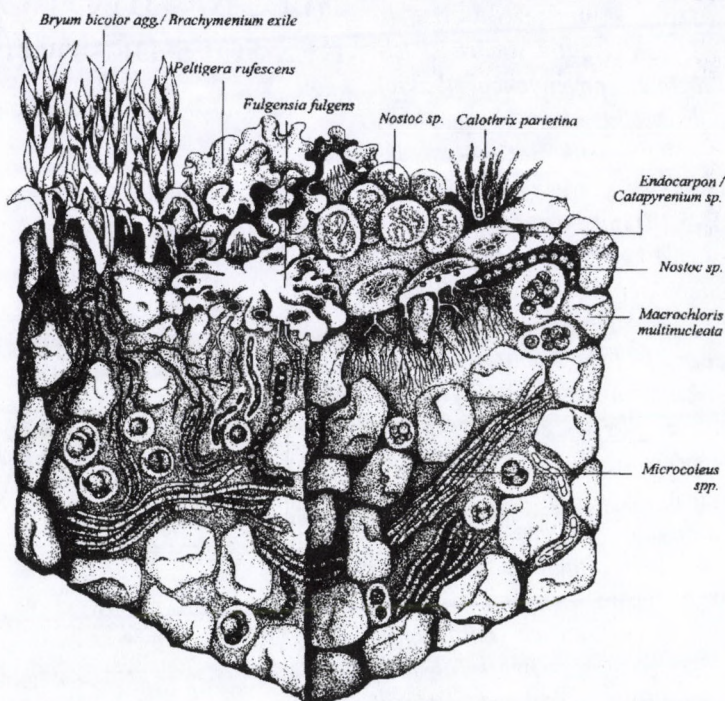
Bár külföldön egyre többet és többen foglalkoznak a tárgyakkal, hazánkban ez a fogalom még alig ismert. Bokor Rezső, Fehér Dániel és Vági István munkásságában a problémakör csirái ugyan fellelhetők (Bokor, 1928, 1932; Fehér–Bokor, 1930; Fehér, 1948, 1954; Killian–Fehér, 1939 (l. 3. ábra); Vági–Fehér, 1931), de abban az időben még külföldön sem figyelték föl igazán erre az érdekes és nagy jelentőségű képződményre. Francé Rezső sem foglalkozik vele híres könyvében (Francé, 1913), amelyben az edafon fogalmát kidolgozta, de későbbi munkák sem említik konkrétan (pl. Petersen, 1935). Igazában P. Komáromy Zsuzsa talajalgológus (1. ábra) volt az első, aki a téma izgalmasságát hazánkban felismerte, és tudatosan foglalkozott a kryptobiotikus talajkéreggel, részletesen leírva összetételét és morfológiai alaptípusait (P. Komáromy, 1979, 1980, 1983, 1984). Sajnos, tragikusan korai halála megakadályozta a kérdéskör bővebb kifejtésében. Külföldön sem kezdődött sokkal korábban a kutatás: nem sokkal Cameron (1969, 1972) első antarktiszi vizsgálatait után tagtársunk, Friedmann Imre és munkatársai kezdtek el intenzíven az izraeli, majd az antarktiszi sivatagok szikláinak és talajának mikroszervezeteit kutatni (Friedmann, 1971, 1972, 1977, 1980, 1993; Friedmann et al., 1967, 1994; Friedmann–Galun, 1974; Friedmann–Ocampo–Friedmann, 1976, 1984). Felismerték ezeknek a rendkívül extrém, az élet határmezsgyéjén élő szervezeteknek a vizsgálatában rejlő különleges lehetőségeket, és próbálták azokat extrapolálni a Földön kívüli, pl. a Marson esetleg meglévő életkörülmények modellezésére (Friedmann, 1986). Fellendült a kryptobiotikus kéregben domináló cyanobaktériumok igen nagyfokú UV-, szárazság- és hőmérséklettűrésének, szimbiózisainak, N₂-kötésének ökofiziológiai és molekuláris biológiai kutatása. Felismerték a különleges biotop jelentőségét a biodiverzitás szempontjából, és ma már számos természetvédelmi te-

rületet létesítettek, főleg Ausztráliában és az Egyesült Államokban, ennek megőrzésére. A '90-es évektől pedig ugyanitt egyre többet foglalkoznak a kryptobiotikus kéreg jelentőségével az arid területek talajvédelme szempontjából. Végül nem elhanyagolható a biotikus talajkéreg jelentősége a rizsföldek és más növénykultúrák nitrogénellátásában sem.

2. A kryptobiotikus kéreg fogalma

(P. Komáromy: „algakéreg”, számos szerző: cryptobiotic crust, biological soil crust, microbiotic crust, cryptogamic crust, a továbbiakban CBC.)

Ahhoz, hogy mondandóm világosan követhető legyen, szükségesnek tartom a CBC fogalmának pontos meghatározását. (2. ábra.) Annál is inkább, mert az én koncepcióm szerint ebbe a fogalomkörbe részben több,



2. ábra

Egy szubtrópusi talajfelszín CBC-jének sematikus blokkdiagrammja.
(R. Klein-Rödger nyomán)

de részben kevesebb tartozik bele, mint ahogy ezt általánosságban ismerik. A rendelkezésemre álló bőszeges irodalomban egyelőre hiába böngésztem a szárazföldi CBC pontos definíciója után. Két megközelítő meghatározást találtam, egyik népszerűbb formában Eldridge–Tozer (1997) tollából: „*Biological soil crusts are important components of the ground flora in the dry areas of the world. They are formed by an intimate relationship between a rich assortment of lichens, bryophytes (mosses and liverworts), cyanobacteria (blue-green algae), green algae and fungi and the uppermost layers of the soil.*” Másik, valamivel tudományosabb, Strandling és munkatársaitól (2002): „*Cryptogamic crusts are communities composed of lichens, cyanobacteria, algae, mosses and fungi. These integrated biological soil crusts are susceptible to disturbance, but if intact, appear to play a role in providing nutrients, especially nitrogen, to higher plants.*” De ezt sem tartom elég pontosnak. Megkísérlem tehát a CBC fogalmát magam meghatározni a következőkben:

A CBC a Föld aktív sugárzási felszínén virágtalan növényekből (baktériumok, algák, kis termetű gombák, zuzmók, mohák), valamint a benne lévő mikrofaunából szerveződött, vékony (kb. 0,05–5,00 mm, néha egészen 1–2 cm vastagságú) kéreg. Alkotóit rendszerint a cyanobaktériumok és algák kocsonyaburka kapcsolja szorosan egymáshoz és a közbezárt, félig lebontott szerves maradványokhoz meg az ásványi talajrészecskékhez. Így összefüggő, merev, higroszkóposan megduzzadó kérget alkot, melynek színe a benne lévő pigmentek arányától függően radiációsan exponált helyeken általában sötét, feketés lila vagy barna, árnyékban zöldes vagy kék. Szerkezetében rendszerint egymás fölé rendezett rétegek és vízszintes irányban váltakozó elemek figyelhetők meg. Ezek egymással, valamint az atmoszférával és alzattal anyagcsere-kapcsolatban állnak.

[442]

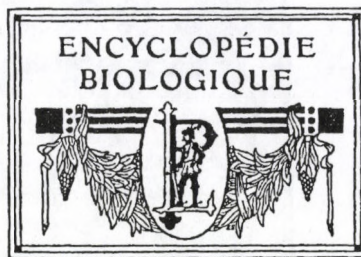
RECHERCHES
SUR LA
**MICROBIOLOGIE
DES SOLS DÉSERTIQUES**

Résultats des Missions sahariennes
Killian-Fehér

par

Ch. KILLIAN et D. FEHÉR
avec la collaboration de M^{me} M. FRANK

52 Figures. 38 Tableaux



PAUL LECHEVALIER
ÉDITEUR
12, RUE DE TOURNON, PARIS (VI^e)
1939

3. ábra

Fehér Dániel sivatagi mikroorganizmusokról szóló, a maga idejében korszakalkotó munkájának (Killian–Fehér, 1939) címlapja

A CBC határfelületként közvetítő szerepet tölt be a szilárd fázisú földkéreg és a gáz-, víz- és gőzfázisú atmoszféra között, és bár durva a hasonlat, szerepe emlékeztet a kettős sejtmembránokéhoz, átalakítva és kicserélve a két fázis produktumait (vö. Jørgensen, 1994; Stal, 1995). Ahol nincsen összefüggő magasabb rendű vegetáció, ez a kéreg hasznosítja a fotoszintetikus radiáció meglepően széles spektrumát jó hatásfokkal, nagyban hozzájárul a bioszféra szén- és nitrogénforgalmához, a talajkötéshez, a humifikációhoz, segíti a talaj vízegyensúlyának fenntartását, és előmozdítja a szukcessziót. Lange et al. (1992) írja a CBC-ről: „The soil crust represent an extended photosynthetically active layer over arid and semi-arid landscapes with a sparse cover of higher plant vegetation. Their large areas mean that, at least short term, carbon input in the desert ecosystem through the soil crust can be substantial.” Moore (1998) szavaival: „The presence of nitrogen fixing cyanobacterium layer, [...] suggests the pathway by which atmospheric N₂ enters the desert ecosystem. Moreover, the extensive cover of even a thin layer of photosynthesising organisms is an important source of carbon fixation in an environment, where primary production is low.”

Az eddigi felfogással szemben én nemcsak a talajon és a sziklák felszínén található bevonatokat tekintem e fogalomkörbe tartozónak, hanem a vegetáció borításával módosuló aktív radiációs felszín mentén kialakuló kryptogám bevonatokat is, így a fák kérgének (corticol) és koronaszintjének vagy nyíltabb erdőben a cserjeszint élő leveleinek (epiphyll) bevonatait, sőt a mesterséges felszínek (pl. régi háztetők) kryptobiotikus kérgét is, ha az egyébként megfelel a CBC definíciós követelményeinek. Ez az álláspont annak során alakult ki bennem, amikor tapasztaltam, hogy kedvező esetekben ezek a bevonatok összetételükben, szerkezetükben és funkciójukban nagyon hasonlítanak a biotikus talajkéreghez. Ugyanakkor nem tekintem idetartozónak a CBC-ben megtelepedő bokros zuzmókat és a nagyobb termetű, a CBC szintjéből kiemelkedő mohákat. Ezek már a szukcesszió következő lépésének első tagjai, és nincsenek olyan szoros funkcionális kapcsolatban a talajfelszínnel. Lényeges megkülönböztetnünk a CBC-t az abiotikus fizikai és kémiai folyamatok során, speciális körülmények között keletkező talajkéregtől is.

A CBC földrajzi elterjedését tekintve, először úgy gondolták, hogy ez a sivatagos területek felszíneire szorítkozik, majd megtalálták más klímazónák nyílt vegetációjú területein, pl. a szubtropikus floridai fenyérvegetációban is (Austin, 1998). P. Komáromy (1976) mutatta ki jelenlétüket először hazánkban, kifejtve, hogy az algakéreg nemcsak a sivatagokban, hanem a nyílt, füves pusztai társulásokban is elterjedt. Ugyanő részletesen

le is írta ezek összetételét a hazai szikesekről és homokpusztákról (P. Komáromy, 1976, 1979, 1980, 1983, 1984, 1985). Kétségtelen, hogy a legnagyobb összefüggő területet Afrika, Ázsia, Ausztrália és Amerika sivatagos és félsivatagos vidékein borítják (Johansen, 1993), de jelentős még elterjedésük a trópusi szavanna és erdős szavanna, a mediterrán, valamint a mérsékelt övi füves és erdőspusztá-zónában, sőt igen fontos jelenléte a magashegyi és arktikus (pl. tundra) vegetációban és akár a humid és perhumid vegetációzónákban is, ahol inszolációnak közvetlenül kitett felszínek (pl. gránit szigethegyek, mészkő sziklafalak) vannak.

3. A kryptobiotikus kéreg kialakulása

Már régóta elfogadott tény, hogy a szárazföldi élővilág a tengerekből született. A CBC legfontosabb elemeinek, a cyanobaktériumoknak jelenléte tengeri üledékekben a geológiai őskortól kezdve kimutatható. A legrégebb, bizonyíthatóan cyanobaktérium-fossziliák 2,5 milliárd, a hozzájuk hasonló, de nem bizonyított fossziliák 3,5 milliárd évesek. Az aminosav-óra 2,5 milliárd évet valószínűsít. Üledékeik, a laminált stromatolitok a prekambriumban hatalmas mennyiségben képződtek, uralva a szerves eredetű üledékes kőzetrétegeket. Minden bizonnyal asszimilációjuk eredménye a Föld mai O_2 -légköre. Ezeknek a stromatolitoknak kései utódai találhatók ma a nyugat-ausztráliai Cáp-öbölben és némely más sekély, trópusi tengerparton.

De számos kőolajlelőhely is az akkori cyanobaktériumok munkájának eredménye. (4. ábra.)



4. ábra

Stromatolitok kései utódai a nyugat-ausztráliai Cáp-öbölben

(Forrás: Cyanobacterial Image Gallery,
[www.cyanosite.bio.purdue.edu/
images/images.htm](http://www.cyanosite.bio.purdue.edu/images/images.htm))

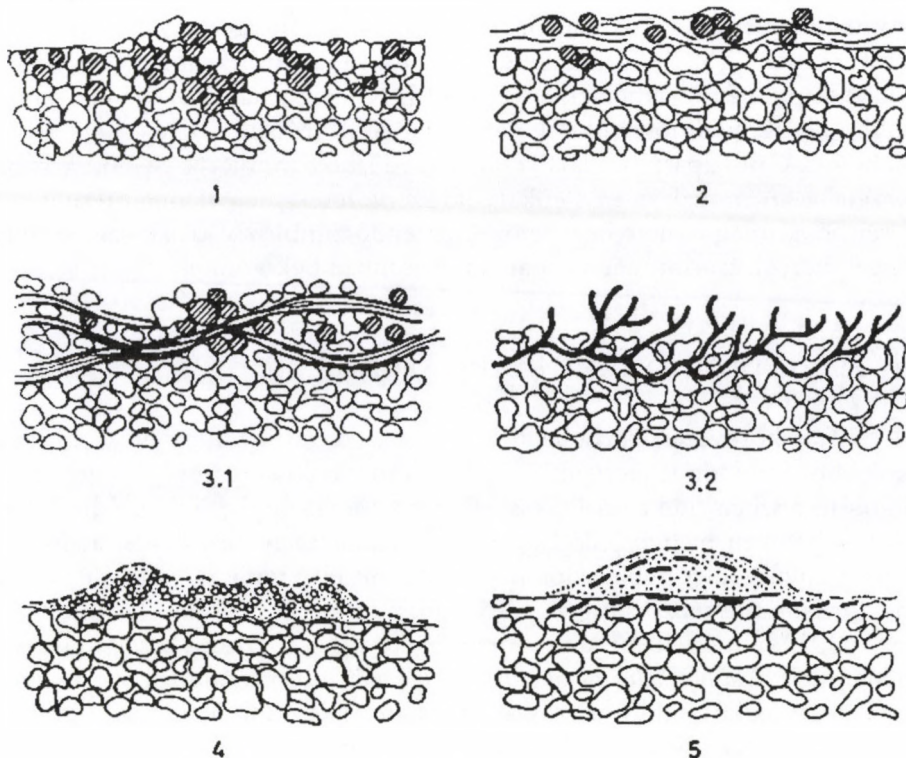
Elképzelésem szerint a CBC kialakulása is a sekély tengerpartokra vezethető vissza. Hasonló mai környezetben, például az Északi-tenger vagy a Mexikói-öböl ma emelkedő partvonala mentén az árapályzónában a benthikus algagyeppek szárazra kerülésével hatalmas mikrobiális gyepek alakultak ki a CBC-hez hasonló szerkezettel, a cyanobaktériumok dominanciájával. A hasonló prekambriumi parti algabevonatok, mint a szárazföldi

élet bölcsői, hosszú időn keresztül alkalmat biztosítottak az extrémebb körülményekhez (periodikus kiszáradás, erős UV-besugárzás, hőmérsékleti ingadozások) való adaptációs folyamatokhoz. A kellő alkalmazkodás megszerzésével a mikrobiális gyepek kijuthatottak, és könnyen meghódíthatta az akkor még fedetlen szárazföldi területeket, különösen a csapadékos, meleg időszakok akkor még CO₂-ben igen gazdag légkörében. Hogy ez mikor történt, arra csak a szárazföldi mikrobiális gyepekben előforduló egyéb komponensek megjelenéséből következtethetünk. Az első telepes májmohák (Pallaviciniites, Treubiites, Blasiites), amelyeknek ősei minden bizonnyal a partra került zöldmoszatok voltak, és kései utódai ma is a biotikus talajkéregben élnek, a felső-szilurtól a devonon keresztül a karbonkorig mutathatók ki. A mezozoikumban már tömegessé váltak (Krassilov–Schuster, 1984). Tehát feltételezhető, a májmohák megjelenésének idejét alapul véve – amelyek egyébként DNA-vizsgálatok alapján a szárazföldre került zöldmoszatokból származtathatók (Mishler–Churchill, 1985) –, hogy a CBC „partraszállása” ebben az időszakban, illetve ez előtt következett be. A mohák és más eukaryóta szervezetek megjelenését természetesen jóval meg kellett előznie az endoszimbiózis kialakulása, amely egyes szerzők szerint már a korai kambriumban bekövetkezett.

4. A kryptobiotikus kéreg szerkezete

A CBC a környezeti körülmények és a keletkezési idő függvényében igen különböző módon lehet strukturált. Ez a strukturáltság részben látható, morfológiai, részben funkcionális, csak kísérleti módszerekkel tetten érhető kémiai jegyekben manifesztálódik. Sajnos e tekintetben még kevés eredmény látott napvilágot. A publikációk nagy része inkább a tengeri benthikus vagy a hévforrások tufaképző algagyepjeiről szól, mint pl. Jørgensen–Nelson (1988) egy 60 °C hőmérsékletű kénes forrás bevonatában 0,5 mm vastagságú oxigéntermelő *Mastigodadus laminosus* és *Phormidium laminosum* alkotta rétegek mellett anoxikus *Chloroflexus* baktériumrétegek dominanciáját figyelték meg. Kimutatták, hogy a H₂S-érzékeny cyanobaktériumok csak az anoxikus, ugyanakkor szulfidtermelő *Chloroflexus* közelében képesek megélni. Ugyanakkor P. Komáromy (1976) több szárazföldi modellt mutat be külső morfológiai alapon, legalábbis a kéregalkotó „fonalas cyanobaktérium-szövedék” és „elágazó (*Tolypothrix*)” típusa, valamint „extracelluláris nyálkás”, epiterranean típusa idetartozik (5. ábra). Stal (2000) modellje meglehetősen komplex képet mutat. Ponzetti és McCune (2001) kiemelik, hogy a CBC

összetétele közvetlenül függ a talaj pH-jától, elektromos vezetőképességétől, relatív Ca-karbonát-tartalmától, a csapadék mennyiségétől, a tengerszint feletti magasságtól, a kitettségtől és a hőmérsékleti viszonyoktól. Villeneuve et al. (2001) modelljei az egy környezetben is fellelhető nagy változatosságról árulkodnak. Magam fény- és elektronmikroszkópon vizsgáltam felülnézetben és keresztmetszetben a CBC-rétegeket, és szintén igen különböző struktúrákat találtam. Bonyolítja a képet, hogy Friedmann és munkatársa (Friedmann–Ocampo, 1976; Friedmann–Ocampo–Friedmann, 1984) fölfedezték,



5. ábra

Talajlakó algák növekedési típusai P. Komáromy Zsuzsa (1976) szerint: 1. coccoid zöld- és sárgászöld moszatok diszperz típusa; 2. fonalas és coccoid zöld- és sárgászöld moszatok réteges típusa; 3.1. fonalas cyanobaktériumok alkotta kéregtípus; 3.2. fonalas cyanobaktérium-kéreg elágazó (olypothrix) típusa; 4. extracelluláris nyálkaburkú, talajfelszíni (Nostoc) típus; 5. extracelluláris nyálkás, mobil (diatoma) típus

hogy szélsőséges körülmények között a mikroszervezetek behúzódnak a kőzet felszíne alá (chasmoendolithikus előfordulás), de mivel itt is megőrzik stratifikáltságukat, én ezt is a CBC különleges eseteként fogom fel.

5. A kryptobiotikus kéreg legfontosabb alkotói

(A következőkben csak a fotobionta szervezeteket tárgyalom részletesebben, mivel vizsgálataim ezekre terjednek ki.)

5.1. *Vasbaktériumok*

Sok CBC-ben megfigyelhető egy vas-oxid réteg a felső cyanobaktérium-réteg és az alsó anoxikus réteg között mint a vasbaktériumok tevékenységének eredménye. (Gyakran még egy vörös kénbaktérium-réteg is közbeiktatódik.) Ez a vas-oxid réteg valószínűleg anaerob denitrifikáló baktérium tevékenységének az eredménye (Straub et al., 1996). Ugyanakkor a minden CBC-ben jelen lévő vasbaktériumok nagyon fontos szerepet töltenek be a ferro- és ferrivegyületek egymásba alakítása során mint elektrodonorok, egy sor anyagcsere-folyamatban.

5.2. *Kénbaktériumok*

A CBC működésében a szulfátciklusban játszanak fontos szerepet a szulfát-redukáló baktériumok, a szerves anyagok végoxidációjában.

5.3. *Nitrifikáló és denitrifikáló baktériumok*

Közismert talajbeli tevékenységükre nem kívánok kitérni.

5.4. *Heterotróf baktériumok*

A CBC alsó rétegeiben, de a cyanobaktériumok kocsonyaburka körül is nagy számban élnek, a dekompozícióban igen nagy szerepük van.

5.5. Cyanobaktériumok (v. cyanoprokaryóták, kékmoszatok)

A CBC legfontosabb és legtöbb esetben uralkodó építőelemei. Fotoszintetikus tevékenységüknél fogva annak felső rétegében helyezkednek el. Nemcsak a szénkőrforgalomban, hanem a N-forgalomban is létfontosságúak. Rajtuk keresztül vezet a levegő szabad N₂-jének útja az ökoszisztémába (Moore, 1998).

Egy-egy élőhelyen diverzitásuk a CBC-ben igen különböző lehet (6. ábra). Lange et al. (1992) a Negev-sivatagban 1–4 cyanobaktérium-taxont talált 1–2 zöldalgafaj mellett, P. Komáromy (1985) a Kiskunsági Nemzeti Park homokpusztáin 28 cyanobaktérium-fajt figyelt meg, 7 zöldmoszat és 6 sárgásmoszat mellett. Ugyanő szolonyec szikes talajon 34/6/8 és szoloncsák szikes talajon 34/7/10 arányt talált. A Bükk hegység mészkőszikláin saját vizsgálataim során esetenként 4–9 cyanobaktérium-taxont észleltem, míg Golubić (1967) a Horvát-karszt egy-egy gazdagabb lelőhelyén (pl. a velebiti Paklenica-szurdokban vagy a Vrana tónál) 2–14 fajt talált. Még az arktikus területek CBC-inek cyanobaktérium-diverzitása is feltűnően gazdag, Patova–Sivkov (2001) az északkelet-európai tundra különböző élőhelyeinek permafrost talaján 10–32 taxont, az egész területről pedig összesen 120 fajt mutatott ki. A CBC alkotásában leggyakoribb és legtömegesebben részt

vevő cyanobaktérium-nemzetségek a coccoidok közül az *Aphanocapsa*, *Aphanothece*, *Gloeocapsa* (l. 6. ábra), *Gloeocapsopsis*, *Pleurocapsa* és *Synechococcus*, míg a fonalasok közül az *Anabaenopsis*, *Lyngbya*, *Nostoc*, *Phormidium*, *Scytonema*, *Schyzothrix*, *Stigonema*, *Tolypothrix* és mindenekelőtt a *Microcoleus* fajok. A CBC szezonálisan is változik. Homokpusztáink kora tavaszi és őszi aspektusában P. Komáromy (1979) sokkal nagyobb számú fajt tudott aktív állapotban megfigyelni, mint nyáron, amikor a fajok nagy része visszahúzódott. Currin–Paerl (1998) megfigyelése szerint az észak-karoli-



6. ábra

A kryptobiotikus kéreg legfontosabb alkotói a különböző cyanobaktériumok (v. cyanoprokarióták, kékmoszatok)

nai tengerparti *Spartina*-cserjét bevonó CBC-ben tavasszal a *Calothrix* és *Nostoc*, míg ősszel a *Lyngbia* és *Phormidium* nemzetséghez tartozó cyanobaktériumok dominálnak. Jellemzően a tavasszal tömegesen fellépő cyanobaktériumok heterociszták, míg az őszi nem (l. 7.2. fejezet). A cyanobaktériumok motilitása révén a CBC-nek napszakos ritmusa is van.

Feltűnő, hogy a tölgyesek barna erdőtalaján, ahol CBC egyáltalán nem alakul ki, 26 eukarióta moszatfaj mellett egyetlen cyanobaktérium sem fordult elő (P. Komáromy, 1983).

5.6. Eukarióta moszatok

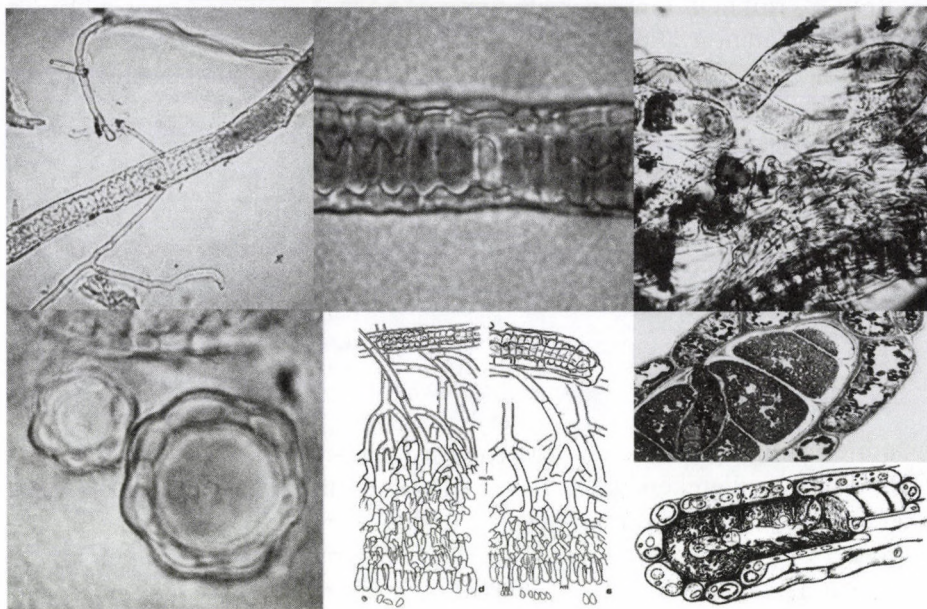
Főleg a zöldmoszatok és sárgásmoszatok köréből kerülnek ki, arányuk a talaj aciditásával nő a cyanobaktériumok rovására, például 4–5 pH talajú fenyéren több a zöldalga, mint a cyanobaktérium, míg bázikus talajon, száraz klímában vagy sziklafelületen az utóbbiak dominálnak (Austin, 1998). A CBC-ben rendszerint nem fordulnak elő tömegesen, kivételt képeznek a sziklán és fakérgen egyaránt gyakori *Chroococcum* fajok. Legelterjedtebb nemzetségek a *Chlorhormidium*, *Heterothrix*, *Tribonema* és *Vaucheria*, a kovamoszatok közül a *Navicula*, *Nitzschia* és *Pinnularia*, sivatagokban még a *Bracteacoccus*, *Chlorogonium*, *Chlorosarciniopsis*, *Chlamidomonas*, *Myrmecia*, *Stichococcus*. Evolúciós szempontból valószínű későbbi elemei a CBC-nek, mint a cyanobaktériumok, mivel a 18S rRNA gén szekvenciaadatai arra utalnak, hogy legalábbis a sivatagi zöldalgák nem tengeri, hanem már szárazföldi édesvízi ősekből fejlődtek, legalább öt különböző időpontban (Lewis–Flechtner, 2002).

5.7. Zuzmók

Majdnem mindig fontos alkotóelemei a CBC-nek, egyes sivatagos vagy félsivatagos területeken (pl. Dél-Ausztrália, Kalifornia, Észak-Afrika vagy akár a hazai löszfalakon) megfigyeltek uralkodóan zuzmók által alkotott talajkéregtet is. Tagjai a kéregtelepű és a leveles zuzmók közül kerülnek ki, elsősorban az *Acarospora*, *Anema*, *Buellia*, *Caloplaca*, *Catapyrenium*, *Cladonia*, *Collema*, *Dermatocarpon*, *Diploschistes*, *Endocarpon*, *Fulgensia*, *Gasparrinia*, *Heppia*, *Lecania*, *Lecidea*, *Ochrolechia*, *Peltula*, *Phaeophyscia*, *Psora*, *Toninia*, *Trapelia*, *Verrucaria* és *Xanthoria* nemzetségekből.

Véleményem szerint maga a zuzmószimbiózis is a CBC evolúciójával párhuzamosan alakult ki. Ausztráliában megfigyeltem olyan bazidiumos

zuzmót (*Dictyonema*), ahol a teleptest, pontosabban basidiocarp (Hale, 1974) kezdetleges kialakulása volt, az alzaton kétrétegű bevonatot alkotott, minden további differenciáltság nélkül, és ebben egy CBC-re hasonlított (l. 7. ábra). Alsó, alzathoz simuló rétege gombahifákból, felső rétege látszólag szabályosan fejlődő, kettős árelágazást mutató és heterocisztákkal rendelkező *Scytonema* cyanobaktérium-trichomákból állt. Tüzetesebb vizsgálattal lehetett csak észrevenni, hogy a trichomákat egy szabályosan hullámos falú, pigment nélküli sejtekből álló gombaköpeny veszi körül, amelybe helyenként a hifák becsatlakoznak, és a gonidiumsejtekbe haustoriumokat bocsátanak. Ezek a helyeken a cyanobaktérium-sejt előbb-utóbb elhal. Oberwinkler (1984) a jelenséget, TEM-mel is vizsgálva, pontosan leírja. Érdekes, hogy a heterociszták mentesek maradnak a hifa behatolásától. Szerintem ez a fajta szerveződés egy igen kezdetleges formájú együttélés, inkább parazitizmus, mint szimbiózis, hiszen ugyanazon a termőhelyen ugyanaz a *Scytonema* faj tömegesen előfordul, és nem szorul a bazidiumos gomba „támogatására”.



7. ábra

Szimbiotikus CBC-alkotók a zuzmók. *Dictyonema* bazidiumos zuzmó szerveződése: a *Scytonema* cyanobaktérium fonalát szabályos mintázatú, hullámos falú gombaköpeny veszi körül, amely összeköttetésben áll a bazidiumos termőréteggel. [A jobb alsó képek Oberwinkler (1984) nyomán, a többi a szerző felvétele]

Sok alkalommal még kezdetlegesebb cyanobaktérium-gomba együttéléseket figyeltem meg. Különböző alzaton ritkás, vékony vagy teljesen sűrű, CBC jellegű, sötét, barnás cyanobaktérium (rendszerint szintén *Scytonema*) alkotott bevonatot, amelynek trichomáit részben vagy egészében hasonló szintelen gombasejthüvely vett körül hifacsatlakozásokkal, de a gombasejtek teljesen más alakúak voltak. Ugyanazon az alzaton megfigyelhetők szabadon, nagy mennyiségben élő cyanobaktérium-fonalak is, gomba nélkül és gombahifák cyanobaktérium nélkül. Ugyanakkor semmilyen gomba-termőtest kialakulása nem volt megfigyelhető a nagy felületet borító bevonatban. Ezt a stádiumot egy átmeneti jellegű, „félzuzmó” (semilichen) -állapotnak nevezném legszívesebben, amely szerintem a zuzmók evolúciójának kezdeti stádiumát képviseli. Természetesen a kérdés helyes megítéléséhez tenyésztéses vizsgálatok szükségesek.

5.8. Gombák

Szaprofita gombák nagy faj- és egyedszámban fordulhatnak elő a CBC-ben, különösen annak alsó, dekomponálódó rétegében. Egyes helyeken (kelet-afrikai magas hegyvidékek *Erica arborea* tűlevelű törpe erdei vagy Tasmania örökzöld, ritkás mérsékelt övi esőerdei, sőt, néha hazai lombos fák törzsén is) fonalas gombák egyedül, cyanobaktériumok nélkül alkotnak tömött, CBC-szerű bevonatot a fatörzs felületén. Nagyon gyakoriak a gombák az epiphyll bevonatokban is. Ezekben az esetekben valószínűleg a kéreg, ill. levelek exudátumát használják fel táplálékként. Mint a telepes májmohák gyakori endoszimbionta partnerei, azok alsó teleprétegében élnek. (A zuzmók alkotásában betöltött szerepüket fentebb már említettük.)

5.9. Májmohák

A telepes májmohák tömeges jelenléte elsősorban az arid területek vízszintes helyzetű, időszakosan, rövid ideig nedves vagy vízzel borított CBC-ire jellemző. Ausztrália, a Közel-Kelet, Észak-, Kelet- és Dél-Afrika, Közép-Amerika sivatagos területein tömegesen élnek, elsősorban a *Riccia*, *Exormotheca*, *Asterella*, *Mannia*, *Plagiochasma* és *Targionia* fajok és a félig telepes *Fossombronina* nemzetség számos tagja. Itt van ezeknek a nemzetségeknek a fejlődési és diverzitáscentruma is. A fenti telepes májmohák rhizoidjaikkal átszövik a cyanobaktérium-kérget, és telepük egészen besüllyedhet a

CBC-be. *Riccia*-fajok nálunk is szép számban fordulnak elő a Hortobágy és más szikes puszták biotikus talajkérgében. Érdekes fenológiájukra Orbán (1976; Orbán in Szujkóné-Lacza et al., 1976) mutatott rá.

6.10. Lombosmohák

Az apró termetű, akrokarp lombosmohák szinte állandó tagjai a sivatagi és félsivatagi CBC-nek, nálunk ilyen jellegű társulókat löszfalakon figyelhetünk meg. A sivatagi élőhelyekre jellemző a Frey és Kürschner (1991) által leírt „Herdenweise” növekedési forma, amikor a kis (alig 1–2 mm magas), egyesével álló, rügyszerű vagy levélrozettás mohanövénykéket a CBC felszíne alatt futó rhizomák hálózata köti össze. Maguk a mohák is gyakran félig be-süllyednek az alzatba és a CBC-be. Csaknem valamennyi ebben a környezetben élő lombosmoha a Pottiaceae (*Aloina*, *Barbula*, *Bryoerythrophyllum*, *Crossidium*, *Didymodon*, *Ephemerum*, *Gymnostomum*, *Hilpertia*, *Pseudocrossidium*, *Pterygoneurum*, *Tortula* és *Weissia* nemzetségek számos faja), a Ditrichaceae (*Ceratodon*, *Eccremidium*, *Pleuridium*) vagy a Funariaceae (*Entosthodon*, *Funaria*, *Goniomitrium*), esetleg a Bryaceae (*Bryum*, *Pohlia*), Fissidentaceae (*Fissidens*) és Gigaspermaceae (*Gigaspermum*) családokba tartozik.

6. A kryptobiotikus kéreg tagjainak sajátos adaptációi

A CBC, mint fentebb említettük, az aktív sugárzási felszíneken alakult ki, tehát ott, ahol a benne élő szervezetek különösen ki vannak téve az inszolációnak és a vele járó erős UV-irradiációnak, nappali fölmelegedésnek és éjjeli lehűlésnek, valamint az évszakok változásainak, az időszakos, hosszú ideig tartó szárazságnak. Sőt, inkább úgy fogalmazhatunk, hogy a rövid ideig tartó, kedvező klímaperiódusokat kell maximálisan kihasználniuk életfolyamataik vitelére.

6.1. UVR-tűrés

A nyílt, erős besugárzású helyeket elfoglaló CBC-arid és szemiarid klímaviszonyok között az év nagy részében ki van téve az erős UV-sugárzásnak. Különösen hangsúlyhoz jut ez az Antarktison és más déli földrészekén, ahol az ózonpajzs degradációja folytán az UV-sugárzás fölerősödött.

A 320–340 nm hosszúságú UV-A sugárzás például igen káros, mert a cytosin és uracyl hidratációját okozza, pyridimidin dimereket képezve a DNA-ban, azok eltörését váltva ki (Oren–Seckbach, 2001). Csaknem valamennyi élő szervezetnek van olyan öröklött szokásbeli vagy természetéből adódó belső képessége, hogy DNA-ját megvédje a szoláris UV-sugárzás hatásától, vagy az általa okozott kárt mérsékelje (Mitchell–Karentz, 1993). Pl. Sass et al. (1997) megfigyelték a *Synechocystis*-ben a photosystem II UV-B indukálta károsodás kijavítását. A cyanobaktériumok, mint a CBC jellegzetes tagjai, sajátos védekezési rendszerekkel tudják kivédeni az UVR letális hatását. Két igen eredményes védekezési rendszerük van, egy külső és egy belső, amelyek a különböző típusokban különböző arányban lehetnek jelen.

A külső védekezés legtöbbször a nagyon eredményes UV-szűrő pigment, a *scytonemin* segítségével történik. A *scytonemin* a cyanobaktériumok külső, poliszacharid nyálkaburkában halmozódik fel, és a CBC felületének barna, barnáslila vagy sötét feketéslila színt kölcsönöz. Ennek a sajátos védőpigmentnek a tulajdonságait elsősorban Garcia-Pichel és munkársai tanulmányozták (Garcia-Pichel–Bebout, 1996; Garcia-Pichel–Castenholz, 1991, 1994; Garcia-Pichel, Sherry, Castenholz, 1992; Proteau et al., 1993). Vizsgálataik szerint a *scytonemin*, ez az extracelluláris abszorbens pigment, kémiaiilag egy dimér indol-alkaloid, amely valószínűleg aromás aminosav-maradványokból szintetizálódik. Leghatékonyabb a leghosszabb UV-A sugárzás kivédésére (max. 384 nm). Ugyanakkor a *scytonemin* szintetizálását a max. 320 nm hosszúságú UV-B sugárzás indukálja. Sok UV-B sugárzásnak kitett kultúrák a celluláris szárazanyag-súly 5%-ának megfelelő mennyiségű *scytonemin*-t is akumulálhatnak. A *scytonemin* planktonszervezetekben ismeretlen, csak a teresztris cyanobaktériumoknál alakult ki. A planktonikus cyanobaktériumoknak nem lévén nyálkaburka és ebben védőpigment, igen gyakran a gázvakuolumok működésének köszönhető vertikális motilitásukkal védekeznek a felszín közelében túl erős UV-sugárzás ellen (Walsby, 1994).

Másik külső védőpigment a vörös/ibolya *gloeocapsin*, elsősorban a sziklafalak időszakos csurgásaiban, az ún. „Tintenstriché”-kben élő cyanobaktériumokra jellemző. Ennek is jelentős a védőhatása. A sejtcsoportos formákban mindkét pigment előfordulhat. Rikkinen (1995) szerint a zuzmók esetében az élénk színű kéregrétegben halmozódnak fel azok a védőpigmentek, amelyek a gonidiumos réteg photobiontáit megvédik a káros UV-sugárzás hatásától. A zuzmóknál ilyen pigment például az élénk citromsárga calycin, ami egy amorf pulvinsav származék, amelynek intenzív

képződését a 4000–6000 m tengerszint feletti magasságban sokkal erősebb UV-sugárzás váltja ki (Obermayer–Poelt, 1992).

Belső védelmet nyújtanak a sejtekben akkumulálódó, *Mycosporin* jellegű vegyületek: rövidítve MAA. Ezek szintelen, kis molekulájú, vízdékony aminosav-származékok a napspektrum UV szegmentjén belüli egyszerű abszorpciós maximummal. Erősen besugárzott területen 20 közül 13 cyanobaktérium-fajban előfordult egy- vagy többféle MAA. Különösen fontos ez a védelem a zöldmoszatok és sárgásmoszatok számára, ahol – a scytonemin híján – csupán ez a rendelkezésre álló védekezőeszköz (Garcia-Pichel–Castenholz, 1993). A MAA Oren–Seckbach (2001) szerint a 310 nm körüli UV-B sugárzást adszorbeálja, míg biszubsztituált változata a 320–360 nm hosszúságú UV-A kiszűrésére alkalmas. Reisser–Houben (2001) fakérgen élő algákon kimutatta, hogy felemelt UV-B- és ózonszinten a különböző fajoknál különböző stresszreakciók figyelhetők meg: 24 óra alatt 17 fajból 5 nem volt képes talpra állni. Azok közül, amelyek képesek regenerálódni, az *Apatococcus lobatus*, a *Chlorella vulgaris*, *Klebsormidium dissectum* és a *Stichococcus bacillaris* UV-B-stressz esetén szintetizálja az MAA-t.

A zöldmoszatokban más védőrendszer alakult ki. MAA ugyan itt is előfordul, de különösen a hóalgáknál (kryobionta), a *karotinoidok* is fontos szerephez jutnak, mert majdnem teljesen kiszűrik a kék-ibolya látható fénytartományt, és elősegítik az energiatranszfert.

A mohák UV-tűrő képességét is többen tanulmányozták (pl. Proctor 1979, 1981). Lombosmohák közül a mérsékelt övi CBC-ben igen elterjedt *Syntrichia ruralis* esetében Takács et al. (1999) feltűnően magas UV-B-toleranciát figyelt meg, amire a magyarázatot a thylakoid rendszer alkalmazkodóképességével adta meg, amely a fokozott UV-B-radiáció esetében a fotoszintetikus CO₂-asszimilációhoz igazodik.

6.2. Hő- és hidegtűrés

Közismert a CBC egyaránt jellegzetes kialakulása forró, mérsékelt övi és hideg (pl. az antarktiszi) sivatagokban. Érdekes módon igen sokszor ugyanazok a cyanobaktérium-fajok vagy legalábbis morfortípusok élnek mindkét extrém ökoszisztémában, tehát toleranciájuk igen széles spektrumú. Strandling et al. (2002) kísérletesen megállapították, hogy a Colorado hegyi sivatagaiból származó CBC, függetlenül a levegő páratartalmától, legmagasabb metabolikus és növekedési aktivitást 30 °C hőmérsékleten teljesített. Whitton (2000) megfigyelte, hogy iraki száraz rizsföld talaján

élő, kevert cyanobaktérium-kéreg 20 és 50 °C közötti hőmérsékleten volt produktív, és 48 °C hőmérsékletnél fékeződött csak le a fotoszintetikus aktivitás. Mindenesetre a CBC különböző alkotóelemei között lényeges specifikus különbségek vannak. Tudott tény, hogy a talajfelszín és kövek felšíne a forró sivatagokban napközben gyakran eléri a 70 °C hőmérsékletet, míg a permafrost talajok és az antarktisi kőszivatagok télen -70 °C-ra hűlnek le, mégis nagy diverzitású CBC-vel rendelkeznek. Ez a képesség a CBC fontosabb alkotóelemeinek valószínűleg archaikus, öröklött képessége. Mindenesetre a hőmérsékleti szélsőségek elleni védekezés lehet az egyik oka (a szárazság és erős inszoláció mellett) a Friedmann és munkatársai (Friedmann et al., 1967, 1984; Friedmann & Ocampo-Friedmann, 1976) által leírt és részletesen tanulmányozott hypolitikus és endolitikus életforma kialakulásának mind a forró, mind a hideg sivatagokban.

6.3. Szárazságtűrés

Az arid területeken kialakult CBC sokkal többet van kiszáradt, mint hidrátált állapotban, ezért az aktív fotoszintézis (és egyéb metabolikus folyamatok) beszükül a csapadékos (eső, hó, ködcsapadékból keletkező harmat) időszakokra (8a ábra). Ehhez két módon alkalmazkodnak: egyrészt a hidratáció alkalmával fotoszintetikus apparátusuk igen gyors felállásával, másrészt a fotoszintetikus aktivitás különböző módon való megnövelésével, hogy a rendelkezésre álló rövid időt maximálisan ki tudják használni. Potts–Friedmann (1981) szerint a sivatagi hidrológiai viszonyokra adott tipikus cyanobaktérium-válasz a nagyon szezonális csapadék és az időnkénti harmat gyors kihasználása. Egyes szerzők (pl. Reed et al., 1984) szerint a vízstressz kivédésére nagyobb diszaharidok, mint trehalose, sucrose és glucosyglycerol, szolgálnak a cyanobaktériumokban. Broady (1986) és Warr et al. (1988) szerint ez különösen a sós sivatagok fajainak túlélése szempontjából létkérdés. Caiola et al. (1996) foglalkoztak a sivatagok hosszú ideig tartó, száraz periódusainak hatásával a cyanobaktériumok ultrastruktúra citológiai viszonyaira.

Az első cél érdekében alakult ki vagy még inkább őrződött meg a törzsejlődés során a száraz területek CBC-iben élő fajok „poikilohydrochlorophyllous kiszáradástűrő (PDT)” és „homiochlorophyllous kiszáradástűrő (HDT)” életformája (amilyen pl. a *Syntrichia ruralis* – Hamerlynck et al., 2002), melyek keretében a rehidráció igen gyorsan megtörténik, és a fotoszintetikus apparátus különböző módokon aktiválódik (Tuba, 1987; Tuba

et al., 1996, 1998). A cyanobaktériumok rehidratációjában kétségkívül nagy szerepe lehet a CBC alkotásában oly fontos Hormogonales rendhez tartozó fajok trichomái nyálkahüvelyének, mely negatív elektronikus töltésénél fogva igen hidrofil, és gyorsan abszorbeálja a felvehető folyékony halmazállapotú vizet (Austin, 1998), a kiürült nyálkahüvelyek pedig hozzájárulnak a kapilláris vízvezetéshez a CBC rétegei között. A mohák rehidratációja egész testfelületükön keresztül gyorsan végbemegy, különösen a CBC-ben gyakori exohidrikus fajoknál, ahol a vízfelvétel az egész testfelületen történik, és a víz gyors szétterjesztése érdekében kapilláris vezetést elősegítő felületi struktúrák alakultak ki (Proctor, 1982). Ezt a célt szolgálják a ködcsapadékot elektrosztatikusan vonzó és a víz kondenzációját elősegítő hosszú hyalin szállahegyek a száraz helyen élő mohák levélcúcsán (Pócs, 1982).

A második cél, a fotoszintetikus aktivitás intenzitását elősegítő nagy fajlagos felület az algák kis mérete folytán adott. Magasabb rendű növényeknél, mint a moháknál is, ez az asszimiláló felületet nagymértékben növelő berendezkedések segítségével van biztosítva (Frey-Kürschner-féle xeropottoid szindróma, 1988). Már Krupa (1984) megállapította, hogy ezek a felületnövelő berendezések, mint a lombosmohák levélgerincén fejlődő asszimilációs lamellák, trichomák vagy a marchantoid és riccoid májmohák teleptestében fejlődő asszimilációs fonalak milyen óriási mértékben növelik a fotoszintetikus aktivitást hasonló termetű mezofil mohákhoz képest. Hamerlynck et al. (2002) megfigyelték, hogy fény- és árnyék-viszonyok között ugyanaz a kiszáradástűrő mohaszervezet pigmentkészletének alkalmazkodásával, viszonylag gyors átalakításával válaszol a megváltozott fényviszonyokra, és tartja fenn fokozott fotoszintetikus aktivitását.

6.4. Sótűrés

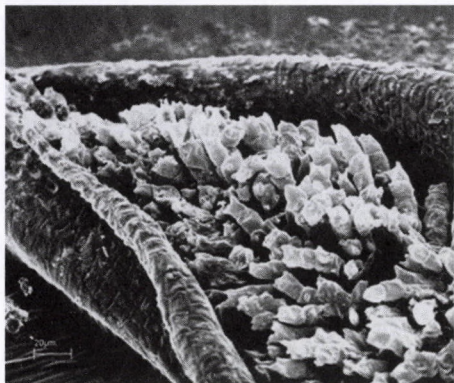
Közismert, mennyi cyanobaktérium él hypersalin környezetben. Ez vonatkozik a tengerpartok, szikesek és sós sivatagok gazdagon kifejlődött CBC-jére is. Oren-Sechbach (2001) a CBC-ben – mindenütt nagyon elterjedt *Microcoleus chthonoplastes* esetében, melynek köteges trichomái sokszoros nyálkaburokban vannak, 200 g.l⁻¹ sókoncentrációt még tolerálhatónak talált (8b ábra). Oren (1993), valamint Golubić (1980) részletes tanulmányokat írt a cyanobaktériumok sótűréséről. Szerintük a környezet magas ozmotikus nyomásértékeivel szemben képesek celluláris mechanizmusukkal alacsony belső ozmotikus értékeket fenntartani és enzimatis apparátu-

sukkal az időlegesen a sejtbe bejutó Na^+ -, K^+ - és Cl^+ -ionokat közömbösíteni. Ezzel ellenkezni látszik Walsby (1980) véleménye, aki szerint a cyanobaktérium-sejtek valószínűleg túl permeábilisak a kis molekulák számára ahhoz, hogy a turgor szabályozására képesek legyenek, de lehet, hogy ez a jelenség a különböző környezeti igényű fajoknál eltérő. Közismert a *Spirulina* és *Synechococcus* fajok sótűrése az afrikai szódás tavakban (egészen 400 g. L^{-1} -ig).

Még magán a szilárd haliton is kialakul euryhalin és stenohalin baktériumfajokból egy vékony CBC vagy legalább baktériumfilm, mint ezt például a parajdi sóhegyeken megfigyeltük.

6.5. Motilitás

Közismert a planktonban a cyanobaktériumok napi fel- és leszálló elmozdulása gázvakuolumaik segítségével a fény- és hőviszonyoknak megfelelően. A CBC-ben is megfigyelhető motilitásuk. A *Microcoleus chthonoplastes* felfelé mozgását a kérgeken belül az oxigén és a szulfidok mennyiségének változása indukálja, míg a lefelé mozgás negatív fototaxis (Garcia-Pichel et



8. ábra

A kryptobiotikus kéreg tagjainak sajátos adaptációi: 8a A sivatagi és más arid élőhelyekhez alkalmazkodott, szárazságtűrő *Crossidium crasinerve* moha levéllemeze elveszette klorofiljét. A levélgerincen fejlődő asszimiláló fonalak védelmét szolgálja, száraz időben beborítva azokat, páratelt légkört biztosítva az asszimiláció folytatásához (szerző SEM felvétele)

8b Sótűrő cyanobaktériumok tömege él a félig kiszáradt, abszolút szódátelítettségű Magadi-tóban, a kenyai Nagy Szakadék-völgyben. Ezek adják a tó és a cyanobaktériumokkal táplálkozó flamingók szárnyának vérvörös színét (szerző felvétele)

al., 1994). De még coccoid cyanobaktériumnál (*Synechococcus*) is megfigyeltek egyelőre ismeretlen mechanizmusú fototaktikus csúszómozgást (Castenholz, 1973). A rendkívül sokféle oszcilláló csúszómozgás és a nyálkahüvelyből való rendszeres kibújás eredményeképp a cyanobaktériumok a biotikus talajkéregben is változtatják helyüket, a fényviszonyok függvényében, ami a CBC napszakos (vagy mozaikos) színváltozását is eredményezheti, a gyengébb megvilágítás idején besötétedik, míg az erősebb megvilágítás idején (vagy helyén) kivilágosodik.

6.6. Szimbiotikus hajlam

Az endoszimbiózis kialakulása mellett (amely lehet, hogy szintén a CBC kialakulásával párhuzamosan jött létre) a mikrobiális kéreg más fontos szimbiotikus kapcsolatnak is a bölcsője volt. A zuzmókat már említettük, ahol valamennyi fotobionta partner (gonidium) rendszeres tagja a CBC-nek, mint a cyanobaktériumok közül a *Chroococcus*, *Stigonema*, *Scytonema*, *Nostoc*, a zöldmoszatok közül pl. a *Pleurococcus*, *Trebouxia*, *Trentepohlia* és mások. Az algák és gombák kölcsönkapcsolata semmi esetre sem egyértelmű szimbiózis, mert a parazitizmus igen különböző fokozatai figyelhetők meg a különböző zuzmóknál, rendszerint a fotobionta gonidium rovására (Hale, 1974). De a cyanobaktériumok a CBC más tagjaival is szimbiózisra lépnek. Közismert rendszeres előfordulásuk a *Blasia* májmoha és az *Anthoceros*-félék teleptestében, külön erre a célra kialakult tartókban. Mivel ezek a mohafélék rendszerint tápanyagszegény talajon élnek, feltételezhető, hogy a nitrogénszükségletüket segítenek kielégíteni a kékbaktériumok. Frey-Kürschner (1991) egy igen érdekes hármasszimbiotikus kapcsolatot figyelt meg a Júdeai-sivatagban is élő, gyakorlatilag klorofilltalan levelű *Gigaspermum mouretii* moha esetében, amelynek a rizoidkötegei átszövik a *Nostoc*-gonidiumot tartalmazó *Collema* zuzmótelepeket, és SEM felvételeiken megfigyelhető, hogy a zuzmó gombakomponensének hifáit behálózva, azokkal valószínű táplálkozási kapcsolatba lépnek.

A cyanobaktériumok száraz növényekkel való szimbiotikus kapcsolataival itt nem kívánok foglalkozni, bár az *Azolla* vízipáfránnyal való együttélése a rizsföldeken közvetlenül kihat a talaj nitrogénnel való feldúsítására, a CBC-vel együtt megsokszorozva a felvehető nitrogén mennyiségét.

6.7. Hosszú túlélőképesség

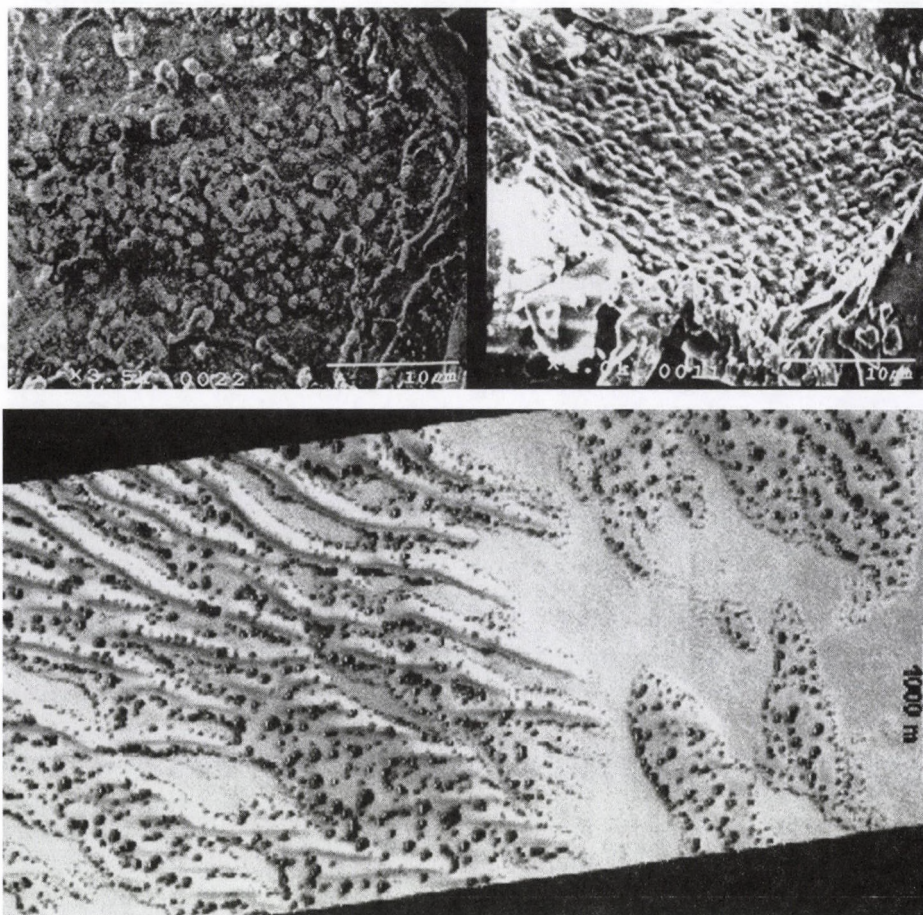
Extrém környezetben élő lények számára nagy fontossága van az anabiotikus állapotban való túlélés lehetőségének, mellyel a kedvezőtlen időszakokat átvészélhetik. Az arid területeken kialakult CBC csaknem valamennyi tagja kitűnik ilyen képességével. Itt dominálnak a nyálkaburokkal rendelkező fajok. A nyálkaburoknak kétségkívül nagy szerepe van a hosszú túlélőképességben (Do–Danin, 2001). A megduzzadt, hidratált nyálkaburok vízvisszatartó képességén kívül védi a bakteriális dekompozíciótól, míg száraz állapotban kemény védőburkot alkotva, fizikai védelmet biztosít. P. Komáromy (1979) szerint a homokpuszták CBC-algaflórája tavasztól őszi vegetatív állapotban és mennyiségében lecsökkenve, visszahúzódva vészeli át a nyári szárazságot.

A túlélés időtartamára vonatkozó megfigyelési adatok elég különbözők. Benkő et al. (2002) HDT növények (*Cladonia* zuzmó és *Syntrichia ruralis* lombosmoha) 4–6 hónapos száraz állapotban, labor körülmények között való túlélését tudták bizonyítani, ugyanez az érték PDT virágos növényeknél (*Xerophyta scabrida* egyszikű, Velloziaceae és *Coleochloa microcephala* sásféle sziklai szárazságtűrő növények Afrikából) 2–11 év volt! Dor–Danin (2001) laboratóriumi körülmények között szárazon őrzött CBC-ből 19 év után fölnedvesítve, teljesen életképesnek találták a *Microcoleus chthonoplastes* cyanobaktériumot, a biotikus kéreg egyik legelterjedtebb tagját.

Vallentyne (1955) 11 000 éves sarkvidéki üledékekben még ép klorofilal rendelkező fototrop baktériumokat talált. Friedmann et al. (1994) az antarktiszi –20–30 °C fokos permafrostban 2–15 millió éves baktériumokat fedezett föl. Gilichinsky et al. (1995) és Vishnivetskaja et al. (2001) az észak-szibériai Kolimában (tehát a befagyott mammutok közelében), pliocén–pleisztocén korú, 2–3 millió éves, állandóan –10 °C hőmérsékletű permafrostból óriás mennyiségű (10^3 – 10^8 /g) életképes cyanobaktériumot és zöldmoszatot (*Anabaena*, *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Nostoc*; *Chlorella*, *Stichococcus*, *Chlorococcum*) tudtak kitenyészteni.

Nem csoda, hogy ezekből az analógiákból kiindulva, megerősödött a feltetelezés, hogy a Marson, rejtett hasadékokban, sziklabarlangokban vagy a kőzetek belsejében maradhatott fenn valamilyen, a cyanobaktériumokhoz hasonló formájú élet (9. alsó ábra), és a NASA támogatásával az Egyesült Államokban fellendült az ilyen irányú kutatás (Friedmann, 1986). Hazánkban Horváth et al. (2001, 2002a, 2002b) és Gánti et al. (2002) az MGS Mars Orbiter Camera (MOC) folyamatos sorozatban több éven keresztül lekül-

dött felvételein a Mars déli sarkvidékén érdekes, évszakosan változó foltokat figyeltek meg. Ezek sötétedő középpontja és kihalványodó széle olvadási vonalakkal arra enged következtetni, hogy a hó-jég takaró ezeken a foltokon a marsi nyár ideje alatt elolvadva, az olvadó jég alatt, annak üvegházhatására rövid időre aktív életfeltételeket teremt feltételezhetően cyanobaktéri-



9. ábra

A baktériumok túlélő képessége: a) a kőzetek belsejében is nagyszámú baktérium él a hajszálrepedések mentén. Prekambriumi korú gneissz Tanzániából (Kovács Péter SEM felvétele);

b) a Mars bolygó sarkvidékeinek homokdűnéi közt évszakosan változó kerek, sötét foltok figyelhetők meg. Feltételezhető, hogy ezek cyanobaktérium-szerű szervezetek alkotta CBC-foltok (Horváth et al., 2002 nyomán)

rium-szerű lények számára. A folt közepe rövidesen kiszárad a CBC-hez hasonlóan, és ha ott kialakult és megmaradt valamilyen élet, akkor az a következő tavaszig ilyen állapotban, majd befagyva éli túl a marsi telet. Ausztráliában mi is megfigyeltük, hogy a scytonemintől feketésbarna, feketéslila CBC-foltok a sivatagos talaj sekély, több száz méter széles, lapos mélyedéseiben fejlődtek ki a legnagyobb összefüggő területen, mintegy modellezve a Marson lehetséges mikrobiális élet egy formáját.

Ezek a marsbeli megfigyelések addig, amíg legalább színeképelemzési adatok nem egészítik ki, egyelőre csupán reális feltételezések. Az azonban véleményem szerint már a science fiction világába tartozik, és nem bizonyítható, amit Geraci et al. (2001) közöltek. Azt figyelték meg, hogy különböző, igen öreg (egészen 2,8 milliárd éves, prekambriumi eredetű) kőzetek, ércek, kristályok, sőt meteoritok belsejében tömegesen fordulnak elő az életképes baktériumok és élesztőgombák, amelyek a kőzet belsejéből származó kaparékból vízbe helyezve a mikroszkóp alatt azonnal élénk életjelenségeket mutatnak, intenzíven mozognak, és kitenyészthetők. A kitenyészített mikroorganizmusok (többek között cyanobaktériumok) morfológiailag és DNA-szekvenciájukat tekintve is nagyon közel állanak ma élő társaikhoz. Ebből azt a következtetést vonták le, hogy ezek a mikroszervezetek a kőzet képződésekor a benne volt óriási nyomásnak és hőmérsékletnek ellenállva, több milliárd évet túléltek, éppen a kőzetnyomás védelme alatt. Így feltételezik, hogy az élet a Földre más égitestekről meteoritok belsejében is eljuthatott. Ez az élő anyagok, fehérjék természetéről meglevő jelenlegi ismereteinknek oly mértékben mond ellent, hogy feltételezhetjük a vizsgálatok során a műhibák sorozatos elkövetését. Ezeket már a cikk lektorai is kifogásolták, akik ragaszkodtak véleményük nyomtatásos közléséhez. Egyáltalán nem tudatos hamisításról vagy csúsztatásról lehet szó, hanem a pontatlanul végzett megfigyeléseikből levont téves következtetésekről, erről magam is meggyőződtem. „Receptjük” szerint kettőtörtem egy több centiméter vastag, kelet-afrikai eredetű, prekambriumi korú gneiszdarabot, ami íróasztalomat díszítette, majd egy már tervszerűen, bánya mélyéről gyűjtött, bükki eredetű, triászkorú (ún. „bervai”) mészkődarabot, és nem kis meglepetésemre a mikroszkóp alatt a kaparékban én is óriási baktériumnyüzsgést figyelhettem meg.

Ha nem feltételezzük, hogy ezek a baktériumok a kőzettel egykorúak, és a vizsgálat alatti kontamináció lehetőségét is kiküszöbölhetjük, akkor azért Geraciék munkájából egy igen érdekes következtetést vonhattam le. Mégpedig azt, hogy ezek a mikroszervezetek csakis jóval a kőzet keletkezése után juthattak be a kőzet belsejébe a mikroszkópon minden kőzetben jól megfi-

gyelhető mikrorepedéseken keresztül. Tehát a mikroszervezetek, főleg baktériumok nemcsak a kőzet felszíne alatti rétegekben fordulnak elő, hanem a kőzetek mélyén is élnek. A kőzetek szilárd belseje nem nagyon közismert mint baktérium-élőhely, hacsak a kőolajrétegek közelében élő metánbaktériumokat nem számítjuk ide. Kíváncsi voltam, hogy mi látható nyugalmi állapotban az említett kőzetek belsejében, és a gneisz kőzetből további darabokat frissen letörve, Kovács Péter kollégával megvizsgáltunk a SE ÁOK Genetikai, Sejt- és Immunbiológiai Intézet Elektronmikroszkópos Laboratóriumában. A kőzet mikrorepedéseinek felületén nagy mennyiségű, baktériumnak látszó alakú és nagyságú képződményt figyelhettünk meg (l. 9. *felső ábrák*). Végül is Friedmann (1971, 1977), Friedmann et al. (1967) és mások (pl. Palmer–Hirsch, 1991) már régóta megfigyeltek algákat és mikrogombákat, baktériumokat a különböző kőzetek, főleg homokkő mikrorepedéseinek mentén pár milliméter mélységig. Feltételezhető, hogy baktériumok sokkal mélyebben is élnek a kőzetek belsejében, mint erre vannak irodalmi utalások, ahogy arra is, hogy ezek életfolyamatai rendkívül lassúak lehetnek. Vagy kemoautotrófok, vagy heterotrófok, és a kemoautotrófok által termelt, valamint a kőzetbe zárt minimális mennyiségű, szerves eredetű anyagot hasznosíthatják. A kőzetrepedéseken keresztül még az aerob szervezeteknek is rendelkezésére áll némi oxigén, az anaerobok pedig, mivel fényigényük úgy sincs, megelégszenek a kőzet alapvető életfeltételeket biztosító, megfelelő hőmérsékletével és nedvességtartalmával. Nemrég mutatott be a televízió egy filmet Dobrudzsa alacsony, tenger közeli karsztfennsíkjának mélyéről, ahol a felszíntől teljesen elzárva, kénes barlangokban egy teljesen kemoautotróf forrásra épülő tápláléklánc és energiapiramis alakult ki, tömeges és gazdag kénbaktérium-flórával és ebből táplálkozó állatvilággal (ízeltlábuáig bezárólag), anélkül, hogy ebben fotoautotróf szervezetek részt vennének. Persze a felfedezők rögtön messzemenő következtetéseket vontak le az élet esetleg ilyen eredetéről – szerintem ez az élet evolúciója során inkább egy igen érdekes mellékválgány.

7. A kryptobiotikus kéreg funkciói a bioszférában

A rendelkezésre álló szűkre szabott idő folytán itt nem tudok olyan részletesen foglalkozni a CBC globális bioszférában betöltött funkcióival, jelentőségével, ahogy a téma megérdemelné. De nem is vagyok szakember e téren, ez részben ökofiziológiai, részben talajbiológiai és mikrobiológiai terület. Így csak röviden vázolom a legfontosabb funkciókat.

7.1. CO₂-asszimiláció – a Föld oxigénlégtörének kialakítása

A bevezetőben említettük, hogy a valamikor valószínűleg teljesen cyanobaktériumok által uralt biotikus bevonat lehetett, először a tengerekben, majd a szárazföldön is, a mai földi oxigénlégtör kialakítója a rendelkezésre álló évmilliárdok során. Ha feltételezzük az egykor meleg, párás és CO₂-ban a mainál sokkal gazdagabb légkört, a hosszú idő alatt ez mindenképp lehetséges volt. Ehhez hozzá kell tenni, hogy a cyanobaktériumok fotoszintézise igen jó energiakihasználás mellett történik, mert járulékos pigmentjeik csaknem az egész látható spektrumot képesek hasznosítani, azt a fénytartományt is adszorbeálják, amelyet sem a klorofill, sem a karotinoidek nem képesek. A phycobilisomákban a fényenergia átadódik a phycoerythrintől a phycocyaninnak, majd ettől az allophycocyaninnak és végül a photosystem II-ben a klorofill a-nak (Gantt, 1981).

Rajczy (1982) kimutatta, hogy a magyar homokpusztákon élő egyes szárazságtűrő mohák és zuzmók (pl. *Syntrichia ruralis*, *Cladonia furcata*, *C. convoluta*) száraz klímaidőszakok alatti aktív élettevékenysége az éjszaka és a hajnal 6–7. órája, amiből az aktív fotoszintézis ideje mindössze két kora reggeli óra, amikor a harmat biztosította nedvesség még és a nappali fény már rendelkezésre áll. Balogh et al. (2002) ugyanezen ökoszisztéma mohá-CBC-jében azt találta, hogy a karbonfixáció december–január hónapokban a legmagasabb. A *Syntrichia ruralis* moha 15 cm vastag hótakaró alatt is pozitív asszimilációs mérlegű. Moore (1998) szerint a nagy fajlagos felületű, fonalas és coccoid alga- és baktériumtömeg a hasonló nagyságú (ugyanakkor kétoldalú) levélfelülettel nagyjából egyező mennyiségű széndioxidot asszimilál, és szerves anyagot termel. A mikrobiális kéreg klorofilldenzitása 200–500 mg × m⁻² között mozog. Ugyanő mutatta ki, hogy pl. a Negev-sivatagban már 0,2–0,3 mm csapadék (ködből képződő harmat formájában) elegendő a fotoszintetikus aktivitás beindításához. Ez eléri az ottani sivatagi cserjebőzöt össztermelésének a 20%-át. Lange et al. (1998) szerint nagyon lényeges a cyanobaktériumok kocsonyaburkának vízvisszatartó szerepe, amely meghosszabbítja a fotoszintézishez rendelkezésre álló kora reggeli időszakot. Lange et al. (1994) a Namíb-sivatagban zuzmókból álló talajkéregben 16 g C·m⁻²·year⁻¹ termelést mért a respirációs veszteség levonása után. Félsivatagi jellegű homokpusztán Juhász et al. (2002) 131,48 C·m⁻²·y⁻¹ termelést állapított meg. Összehasonlításképp említhető, hogy Stal (1993) szerint a sekély tengerek és partok mikrobiális

kérgének primer produkciója 500–4000, a tengerparti mangroveerdőké 5600, a trópusi esőerdőé 6000 mg C·m⁻²·d⁻¹.

7.2. N₂-kötés

Különösen nagy jelentősége van a CBC-ben uralkodó cyanobaktériumoknak a levegő szabad nitrogénjének a megkötésében, és mivel mindenütt nagy tömegben élnek, a globális nitrogénforgalomban is. Erre egy különleges szervük alakult, az asszimiláló pigment nélküli heterociszta. Ezekben különösen erős a nitrogenáz-aktivitás, amelyet, anoxikus folyamat lévén, itt nem blokkol az asszimiláció során termelt oxigén. Bár a N₂-megkötésnek jelentős része a heterocisztákban történik, távolról sem kell azt gondolnunk, hogy a heterociszta nélküli cyanobaktériumok nem kötnek meg nitrogént. Lugomela et al. (2001) vizsgálatai szerint a zanzibári tengerpart algabevonataiban 50 N₂-fixáló cyanobaktérium közül 64% nem heterocisztás fonalas, 24% heterocisztás fonalas, és 12% egysejtű (tehát heterociszta nélküli volt). Fernández-Valiente et al. (2001) az antarktiszi CBC-ben acetilénredukciós módszerrel (ARA) 16 minta átlagában 75,9 μmol etilén m² h⁻¹ nitrogenáz-aktivitást figyelt meg. A még ugyan fejlett CBC-nek nem nevezhető rizsföldi talajbevonatnak is igen nagy gyakorlati jelentősége van a nitrogénkötésben, hiszen ez trágyázás nélkül is megsokszorozza a talaj felvehető nitrogéntartalmát, ami a fejlődő országokban és a fokozódó műtrágyaárak mellett nem elhanyagolható szempont. Quesada et al. (1997) szerint ez a mennyiség 0,23–75,5 kg N₂·ha⁻¹·y⁻¹. Freiberg (1998) még a trópusi esőerdők phyllosphaerájának cyanobaktérium-bevonatában is jelentős N₂-kötést mért, 25 ngN·cm⁻² levélfelület·h⁻¹, elsősorban két *Scytonema*-faj aktivitásának köszönhetően. Ezzel a phyllosphaera N₂-hozama 1,6 kg N₂·ha⁻¹·y⁻¹. Ez nem elhanyagolható, ha tudjuk (Harrelson, 1969; Edmisten, 1970), hogy a cyanobaktérium által fixált nitrogén közvetlenül bejut a gazdanövénybe a levél felületén keresztül.

7.3. A talaj vízháztartásának befolyásolása

A CBC szerepének e tekintetben való megítélése általában pozitív. Danin et al. (1989) megállapította a cyanobaktériumok fontos szerepét a dél-izraeli homoksivatagok dűnéinek megkötésében. Ausztrál kutatók (Rogers, 1972; Eldridge, 1998; Eldridge et al., 1997) szerint az arid területeken en-

nek igen nagy jelentősége van a talajnedvesség megővésében és az erózió megakadályozásában, főleg azért, hogy csökkenti az esőcseppek erózió energiáját, és egy olyan mikroreliefet kínál, amelyről kevesebb „runoff” víz távozik el. Éppen ezért a felület feltörése (emberek és legelő állatok taposása, út nélküli járműhasználat, ami az ilyen területeken gyakori, pl. Mongóliában), amely összetöri, felszakítja a CBC-t (Ponzetti–McCune, 2001; Johansen et al., 2001), nagyban elősegíti az eróziót és a teljes elsivatagosodást (Belnap, 1995). Éppen ezért ugyanő (Belnap, 1993) és mások is javasolják az ilyen sivatagos területek inokulálását cyanobaktériumokkal. Az Egyesült Államokban már lehet is kapni és használni is CBC-kialakító cyanobaktérium-inokulumokat, hiszen a spontán regenerációhoz zavartalan körülmények mellett is 30–40 évre lenne szükség.

7.4. *A talajképződési folyamatok és a primer szukcesszió megindítása*

Sokan megfigyelték a CBC cyanobaktériumainak úttörő szerepét a sziklák mállasztásában és a talajképződés megindításában. Booth (1941) már részletesen foglalkozott a kérdéssel. Danin et al. (1982, 1983) a kemény mészkő és dolomit mállasztásában betöltött szerepükről ír, és arról, hogy mészterületeken mennyiben járulnak hozzá a terra rossa kialakulásához. P. Komáromy (1985) ismerteti a hazai szemiarid füves puszták szukcessziójában betöltött szerepüket. Dor–Danin (1996) írták le a Holt-tenger völgyében a pionír CBC szukcessziós stádiumait. Meg kell említenünk a CBC rendkívül érdekes hasznosulását a Perzsa (Arab)–öböl kőolajjal nagymértékben szennyezett talajfelszínein és más, a tankhajók katasztrófáinak következményeit szenvedő partvidékeken. Feltűnő módon a cyanobaktériumok és az általuk alkotott kéreg szinte az egyetlen élő közeg, ami a kőolajjal borított felületen képes megtelepedni és azt fokozatosan elbontani, mint ezt számos szerző megállapította, és ismertté váltak az ezt eredményező biokémiai mechanizmusok is (részletes irodalom: Radwan–Al-Hasan, 2000). Hydrocarbon-degenerációs képességük egyedülálló az élővilágban. Ez csaknem biztosan arra vezethető vissza, hogy nagyon nagy szerepük volt a kőolajkészletek kialakulásában is, és ebből öröklött biokémiai „tapasztalataik” segítik őket a nyersolaj lebontásának fordított folyamatában.

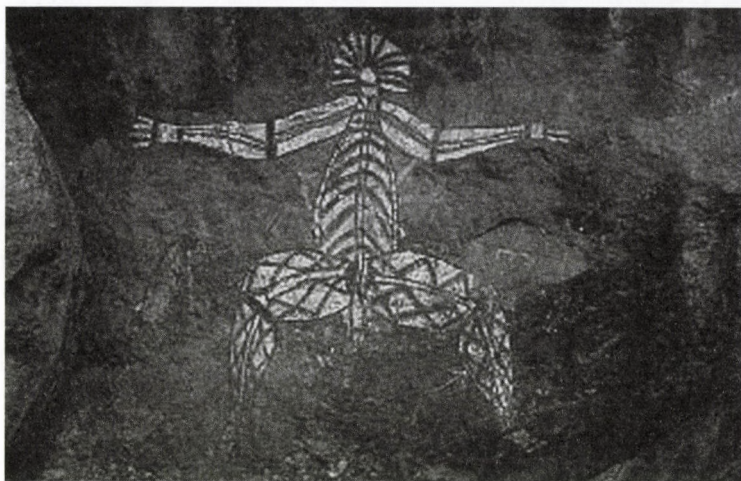
A cyanobaktérium-kéreg káros irányba is hathat, amikor összetevői például jeruzsálemi műemlékek kőfalait (Danin–Caneva, 1990) vagy római

márványszobrokat és a katakombákat (Albertano et al., 1989), az attikai Amphiareion és Olympium (Pantazidou–Roussomoustakaki, 1996) vagy éppen az athéni Parthenon épületegyüttesét támadják meg (Anagnostidis et al., 1983). A mészkő felületén jellegzetesek a magukat savképzéssel befűró cyanobaktériumok, amelyek aztán helyet adnak a többi mállasztó mikroorganizmusnak. Még pótolhatatlanabb kárt okoz a CBC megjelenése sziklarajzokon (10. ábra) és barlangi festményeken (pl. Asenecio–Aboal, 2001). Ezért kellett lezárni egyes prehisztórikus dél-franciaországi barlangokat, mert a látogatás és a vele járó világítás még fel is gyorsította a folyamatot.

8. A kryptobiotikus kéreg jellegzetes élőhelyei

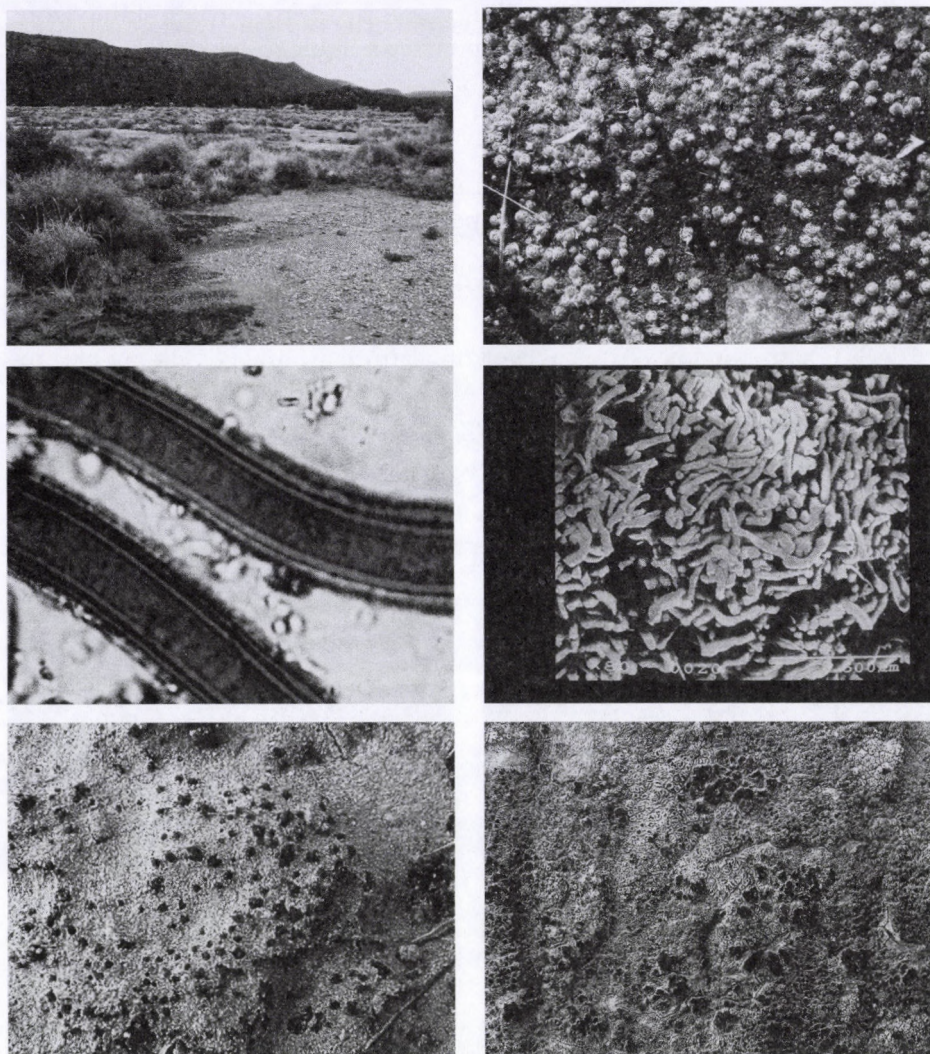
Bár a témának bőséges irodalma van, most saját megfigyeléseim alapján próbálom összefoglalni és bemutatni mindazokat a biotopokat, ahol az elmúlt két év során a CBC kialakulását megfigyeltem.

- 8.1. Árapályzóna és szikes puszták
- 8.2. Száraz sivatagok és felsivatagok (11. ábra)
- 8.3. Homokpuszták
- 8.4. Lössfalak



10. ábra

Prehisztórikus aborigin sziklarajzot veszélyeztető kryptobiotikus kéreg az észak- ausztráliai Kakadu Nemzeti Parkban (a szerző felvétele)



11. ábra

Különböző arid CBC-élőhelyek
és a rajtuk élő kryptobiotikus kéreg összetevői Közép-Ausztráliában

8.5. „Esősivatagok” (rendkívül magas csapadékú, erősen kilúgozott, magasabb rendű növényzet megtelepedését nélkülöző felszínek – 12. ábra jobb alsó kép)

8.6. Magashegységek erdőhatár feletti talaja

8.7. Sziklafelszínek

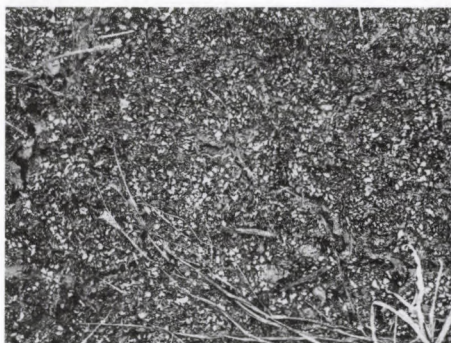
8.7.1. Karbonátos kőzetek (mész és dolomit sziklafelszín, sziklafalak, az azokon „Tintenstriche”-nek nevezett időszakos vízcsurgások bevonata, barlangok bejáratai)

8.7.2 Szilikátos kőzetek (sziklák, lávafolyások felszíne, gránit szigethegyek)

8.8. Chasmoendolitikus (sziklafelszín alatti, hajszáltrepedésekben élő) rétegek

8.9. Élő növények felszíne (fakéreg, ágak, levelek)

8.10. Mesterséges felszínek (házfal, tető, évelő növénykultúrák, kertek, gyepek talaja).



12. ábra

Szemiarid és nedves CBC-élőhelyek.

Felső képek: szikes puszták. Alsó képek: homokpuszta zuzmókérge, „esősivatag” a venezuelai Roraimatepui 2800 m magas fennsíkjain

9. Tevékenység, tervek, perspektívák

Az elmúlt két év során jelentős mennyiségű CBC-anyagot sikerült begyűjteni Ausztráliában, Kenyában, Vietnamban és nem utolsósorban hazánk és a Pannon-medence, valamint a szomszédos országok, mint a romániai Moldva és Dobrudzsa löszterületein, különösen félsivatagi és sivatagi jellegű löszfalain. Közeli terv Tunéziában a Mediterráneum és a Szahara határán lévő félsivatagos területek alapos kutatása. Az anyag meghatározása jól halad, különösen a több éve folyó löszfalanyagon, de a trópusi gyűjtések cyanobaktériumai is intenzív vizsgálat tárgyát képezik. Céлом a diverzitás feltárása mellett a CBC kvantitatív társulástani felmérése és élőhelyeinek ökológiai vizsgálata összehasonlító módszerekkel, minél több és többféle jellegű területen.

A klasszikus botanikai jellegű vizsgálatokon túlmenően intézeti kollektívánk keretében és a Szent István Egyetem Növényteni és Növényélettani Tanszékével összefogva a különböző típusú CBC-k fotoszintézis- és nitrogén-aktivitását kívánjuk vizsgálni. Szeretnénk foglalkozni a scytonemin és a fotoszintetikus pigmentek arányának összefüggéseivel, valamint a nagy elterjedésű morfortípusok és az „endémikus” fajok rendszertani helyzetének tisztázásával DNA-szekventálás segítségével, mely utóbbi témában a DTE Növényteni Tanszékével óhajtunk együttműködni. Végül a SEÁOK Genetikai, Sejt- és Immunbiológiai Intézetének támogatását élvezve, tovább szeretnénk folytatni a CBC szerkezetére vonatkozó SEM-vizsgálatokat. Remény van arra is, hogy az MTA ÖBKI Duna-kutató Osztályával együttműködve egyes CBC-összetevő taxonok mikromorfológiáját vizsgáljuk.

10. Köszönetnyilvánítás

Engedtessek meg, hogy ezt kivételesen nevek említése nélkül tegyem, mivel annyian vannak, akik eddigi életpályámon és jelenlegi tevékenységemben segítettek és segítenek, hogy ha ezt írásban kívánnám megtenni, egy másik cikk kitelne belőle. Mindenekelőtt hálás vagyok a Mindenhatónak, hogy szép kort engedett jó egészségben megérnem, és egész életemben azt végezhettem, amivel lelkesedéssel szerettem foglalkozni. Végtelenül hálás vagyok néhai szüleimnek és középiskolai, majd egyetemi tanítómestereimnek és amatőr botanikus patrónusaimnak, hogy támogatták érdeklődésemet, segítettek pályámon kibontakozni. Nagyon hálás vagyok családom-

nak, hogy tevékenységemet nemcsak elviselte, hanem mindenben megértette és segítette is. Különösen feleségemnek, aki számos fárasztó, de csodálatos trópusi utamon kísérőm, támogatóm, később még sofőröm is lett, és az otthoni feldolgozó munkában, az anyagok kezelésében, cédulázásában, beosztásában is legfőbb segítségem. Nagyon köszönöm a tanszéki kollektíva, annak jelenlegi vezetője, kutatócsoporti és doktorandusz tanítványaim és egy személyben munkatársaim, kollégáim, valamint az egész magyar és külföldi botanikustársadalom sok segítségét, egyetértését és együtt munkálkodását. Végül, de nem utolsósorban köszönöm az egri Eszterházy Károly Főiskola mindenkori vezetőségének és a Magyar Tudományos Akadémiának évtizedeken át tartó, mindenre kiterjedő támogatását.

Irodalom

- Albertano, P., Kováčik, L.: Preliminary investigation on epilithic cyanophytes from a Roman Necropolis. *Acta Hydrobiol.*, 1989, Suppl. Vol. 105 (*Algological Studies* 75), 71–74.
- Anagnostidis, K., Economou-Amilli, A., Roussomoustakaki, M.: Epilithic and chasmolithic microflora (Cyanophyta, Bacillariophyta) from marbles of the Parthenon (Acropolis, Athens, Greece). *Nova Hedwigia*, 1983, 38, 227–281.
- Asencio, A. D., Aboal, M.: Biodeterioration of wall paintings in caves of Murcia (SE Spain) by epilithic and chasmoendolithic microalgae. *Acta Hydrobiol.*, 2001, Suppl. Vol. 140 (*Algological Studies* 103), 131–142.
- Austin, D. F.: Florida's cryptobiotic crusts. Published on WWW at <http://www.fau.edu6/divdept/science/envsci/cryptobio.htm> 1998, 1–2.
- Balogh, J., Czóbel, Sz., Juhász, A., Fóti, Sz., Nagy, Z., Tuba, Z.: Seasonal carbon-balance of semi-desert temperate grassland ecosystem over a year period. *Acta Biol. Szegediensis (Proc. of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology, 2002)*, 2002, 46, 221–222.
- Belnap, J.: Recovery rates of cryptobiotic crusts: inoculant use and assessment methods. *Great Basin Nat.*, 1993, 53, 89–95.
- Belnap, J.: Soil surface disturbances in cold deserts: effects on nitrogenase activity in cyanobacterial-lichen soil crusts. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1995, 37, 39–57.
- Benkő, Zs., Juhász, A., Pócs, T., Tuba, Z.: Desiccation survival times in different desiccation-tolerant plants. *Acta Biol. Szegediensis (Proc. of the 7th Hungarian Congress on Plant Physiology, 2002)*, 2002, 46, 231–233.
- Bokor R.: A szikes talajok mikroflórája, tekintettel azok megjavítására I, II. *Erd. Kis.*, 1928, 30, 1–25; 1932, 34, 1–31.
- Booth, W. E.: Algae as pioneers in plant succession and their importance in erosion control. *Ecology*, 1941, 22, 28–46.

- Broady, P. A.: Ecology and taxonomy of the terrestrial algae of the Vestfold Hills. In Pickard, J. (ed): *Antarctic Oasis: Terrestrial Environments and History of the Vestfold Hills*. Academic Press, Sydney, 1986, 165–202.
- Caiola, M. G., Ocampo-Friedmann, R., Friedmann, E. I.: Cytology of long-term desiccation in the desert cyanobacterium *Chroococcidiopsis* (Chroococcales). *Phycologia*, 1993, 32, 315–322.
- Caiola, M. G., Billi, D., Friedmann, E. I.: Effect of desiccation on envelopes of the cyanobacterium *Chroococcidiopsis* sp. (Chroococcales). *Eur. J. Phytol.*, 1996, 31, 97–105.
- Cameron, R. E.: Cold desert characteristics and problems relevant to other arid lands. In McGinnies, W. G., Goldman, B. F. (eds): *Arid Lands in Perspective*. Amer. Ass. of Advanced Science, Washington, D. C., 1969, 167–205.
- Cameron, R. E.: Microbial and ecological investigations in Victoria Day, Southern Victoria Land, Antarctica. In Llano, G. A. (ed): *Antarctic Terrestrial Biology*. Amer. Geophys. Union, Washington, D. C., 1972, 195–260.
- Castenholz, R. W.: Ecology of blue-green algae in hot springs. In Carr, N. G., Whitton, B. A. (eds.): *The Biology of Blue-green Algae*. Blackwell, Oxford, 1973, 379–414.
- Currin, C. A., Paerl, H. W.: Environmental and physiological controls on Diel patterns of N_2 fixation in epiphytic cyanobacterial communities. *Microbial Ecology*, 1998, 34–45.
- Danin, A., Caneva, G.: Deterioration of limestone walls in Jerusalem and marble monuments in Rome caused by cyanobacteria and cyanophilous lichens. *Internat. Biodeterioration*, 1990, 26, 397–417.
- Danin, A., Bar. Or, Y., Dor, I. Yisraeli, T.: The role of cyanobacteria in stabilization of sand dunes in southern Israel. *Ecologia Mediterranea*, 1989, 15, 55–64.
- Danin, A., Gerson, R., Marton, K., Garty, J.: Patterns of limestone and dolomite weathering by lichens and blue-green algae and their palaeoclimatic significance. *Plaeogeogr., Plaeoclim., Plaeoecol.*, 1982, 37, 211–233.
- Danin, A., Garty, J.: Distribution of cyanobacteria and lichens on hillsides of the Negev Highland and their impact on biogenic wathering. *Z. Geomorphologie N. F.* 1983, 27, 423–444.
- Dor, I., Danin A.: Cyanobacterial desert crusts in the Dead Sea Valley, Israel. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 117, *Algological Studies*, 1996, 83, 197–206.
- Dor, I., Danin, A.: Life strategies of *Microcoleus vaginatus*: a crust-forming cyanophyte on desert soils. *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 317–339.
- Edmisten, J.: Preliminary studies of the nitrogen budget of a tropical rain forest. In Odum, H. T. (ed): *A tropical Rain Forest, a Study of Irradiation and Ecology at El Verde, Puerto Rico*. U. S. Atomic Energy Commission, Washington, D. C., 1970, 211–215.
- Eldridge, D. J.: Soil crust lichens and mosses on calcrete-dominant soils at Maralinga in arid South Australia. *J. Adelaide Bot. Gard.*, 1998, 18, 9–24.
- Eldridge, D.: Lichens and mosses and liverworts? Biological soil crusts – living protectors of the soil. *Natural resource management*, Sept. 1998, 19–24.

- Eldridge, D., Tozer, M. E., Slangen, S.: Soil hydrology is independent of microphytic crust cover: further evidence from a wooded semiarid Australian rangeland. *Arid Soil Research and Rehabilitation*, 1997, 11, 113–126.
- Eldridge, D., Tozer, M. E.: *A practical guide to soil lichens and bryophytes of Australia's dry country*. Dept. of Land and Water Conservation, Sydney, 2001.
- Fehér, D.: Researches on the geographical distribution of soil microflora. – II. The geographical distribution of soil algae. *Mitt. Bot. Inst. Ung. Univ. techn. u. wirtsch. Wiss. Sopron*, 1948, 44, 1–39.
- Fehér D.: *Talajbiológia*. Akadémiai Könykiadó, Budapest, 1954.
- Fehér D., Bokor R.: Vizsgálatok a magyarországi szikes talajok mikrobiológiai tevékenységéről. *Mat. Termud. Ért.*, 1930, 47, 270–336.
- Fernández-Valiente, E., Quesada, A., Howard-Williams, C., Hawes, I.: N₂ fixation in cyanobacterial mats from ponds on the McMurdo Ice Shelf, Antarctica. *Microbial Ecology*, 2001, 42, 338–349.
- Francé, R.: *Das Edaphon. Untersuchung zur Oekologischer Bodenbewohnende Mikroorganismen*. Stuttgart, 1913.
- Freiberg, E.: Microclimatic parameters influencing nitrogen fixation in the phyllosphaere in a Costa Rican premontane rain forest. *Oecologia*, 1998, 17, 9–18.
- Frey, W., Kürschner, H.: Bryophytes of the Arabian Peninsula and Socotra. Floristics, phytogeography and definition of the Xerothermic Pangaeic element. *Studies in Arabian bryophytes 12. Nova Hedwigia*, 1988, 46, 37–120.
- Frey, W., Kürschner, H.: Das Fossombronio-Gigaspermium mouretii in der Judäischen Wüste 2. Ökosoziologie und Lebensstrategien. *Crypt. Bot.*, 1991, 2/3, 73–74.
- Friedmann, E. I.: Light and scanning electron microscopy of the endolithic desert habitat. *Phycologia*, 1971, 10, 411–428.
- Friedmann, E. I.: Ecology of lithophytic algal habitats in Middle Eastern and North American deserts. In Rodin, L. E. (ed): *Ecophysiological Foundation of Ecosystems Productivity in Arid Zones*. Nauka USSR, Leningrad, 1972, 182–185.
- Friedmann, E. I.: Microorganisms in Antarctic desert rocks from Dry Valley and Dufek Massif. *Antarct. J. U. S.*, 1977, 12, 26–29.
- Friedmann, E. I.: Endolithic microbial life in hot and cold deserts. *Orig. Life*, 1980, 233–245.
- Friedmann, E. I.: The Antarctic cold desert and the search for traces of life on Mars. *Adv. Space Res.*, 1986, 6, 265–268.
- Friedmann, E. I.: Extreme environments, limits of adaptation and extinction. In Guerrero, R., Pedros-Alío, C. (eds): *Trends in Microbial Ecology*. Spanish Soc. for Microbiol., Barcelona, 1993, 9–12.
- Friedmann, E. I., Druk, A. Y., McKay, C. P.: Limits of life and microbial extinction in the Antarctic desert. *Antarct. J. U. S.*, 1994, 29, 176–179.
- Friedmann, E. I., Galun, M.: Desert algae, lichens and fungi. In Brown, G. W. J. (ed): *Desert Biology*. Acad. press, New York, 1974, 165–212.
- Friedmann, E. I., Ocampo, R.: Endolithic blue-green algae in the dry valleys: primary producers in the Antarctic desert ecosystem. *Science*, 1976, 193, 1247–1249.

- Friedmann, E. I., Ocampo-Friedmann, R.: Endolithic microorganisms in extreme dry environments: Analysis of a lithobiontic microbial habitat. In Klug, M. J., Reddy, C. A. (eds): *Current Perspectives in Microbiology*. Amer. Soc. Microbiol., Washington, 1984, 177–185.
- Friedmann, I., Lipkin, Y., Ocampo-Paus, R.: Desert algae of the Negev (Israel). *Phycologia*, 1967, 6, 185–195.
- Gannt, E.: Phycobilisomes. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 1981, 32, 327–347.
- Gánti, T., Horváth, A., Bérczi, Sz., Gesztesi, A., Szathmáry, E.: Defrosting and melting, not defrosting alone. *Lunar and Planetary Science*, 2002, 1221 pdf.
- García-Pichel, F., Bebout, B. M.: The penetration of UV radiation into shallow water sediments: high exposure for photosynthetic communities. *Mar. Ecol. Progress Ser.*, 1996, 257–261.
- García-Pichel, F., Castenholz, R. W.: Characterization and biological implications of scytonemin, a cyanobacterial sheath pigment. *J. Phycol.*, 1991, 27, 395–409.
- García-Pichel, F., Castenholz, R. W.: Occurrence of UV-absorbing, mycosporine like compounds among cyanobacterial isolates and an estimate of their screening capacity. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1993, 59, 163–169.
- García-Pichel, F., Mechling, M., Castenholz, R. W.: Daily migrations of microorganisms within a benthic, hypersaline mat community. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1994, 60, 1500–1511.
- García-Pichel, F., Castenholz, R. W.: On the significance of solar ultraviolet radiation for the ecology of microbial mats. In Stal, L. J., Camuette, P. (eds): *Microbial mats. Structure, Development and Environmental Significance*. Springer, Heidelberg, 1994, 77–84.
- García-Pichel, F., Sherry, N. D., Castenholz, R. W.: Evidence for a UV sunscreen role of the extracellular pigment scytonemin in the terrestrial cyanobacterium *Chlorogloeopsis* spp. *Photochem. Photobiol.*, 1992, 56, 17–23.
- Geraci, G., del Gaudio, R., D'Argenio, B.: Microbes in rocks and meteorites: a new form of life unaffected by time, temperature, pressure. *Rend. Fis. Acc. Lincei*, 2001, 9, 51–68.
- Gilichinsky, D. A., Wagener, S., Vishnivetskaya, T. A.: Permafrost microbiology. *Permafrost and Periglacial Processes*, 1995, 6, 281–291.
- Golubič, S.: *Algenvegetation der Felsen. Eine ökologische Algenstudie im dinarischen Karstgebiet. Die Binnengewässer* 23. Schweizerbart'sche, Stuttgart, 1967.
- Golubič, S.: Halophily and halotolerance of cyanophytes. *Origins of Life*, 1980, 10, 169–183.
- Hale, M. E.: *The Biology of Lichens*. 2nd Ed. Edward Arnold, London, 1974.
- Hamerlynck, E. P., Csintalan, Zs., Nagy, Z., Tuba, Z., Goodin, D., Henebry, G. M.: Ecophysiological consequences of contrasting microenvironments on the desiccation tolerant moss *Tortula ruralis*. *Oecologia*, 2002, 131, 498–505.
- Harrelson, M. A.: *Nitrogen fixation in the epiphyllae*. Ph.D. Diss., Univ. of Georgia, Athens, 1969.
- Horváth, A., Gánti, T., Gesztesi, A., Bérczi, Sz., Szathmáry, E.: Probable evidences of recent biological activity on Mars: appearance and growing of dark dune spots in the South Polar region. *Lunar and Planetary Science*, 2001, 32, 1543 pdf.

- Horváth, A., Bérczi, Sz., Gánti, T., Gesztesi, A., Szathmáry, E.: The „Inca City” region of Mars: testified for dark dune spots origin. *Lunar and Planetary Science*, 2002a, 33, 1109 pdf.
- Horváth, A., Gánti, T., Bérczi, Sz., Gesztesi, A., Szathmáry, E.: Morphological analysis of the dark dune spots on Mars: new aspects in biological interpretation. *Lunar and Planetary Science*, 2002b, 33, 1108 pdf.
- Johansen, J. R.: Cryptogamic crusts of semiarid and arid lands of North America. *J. Phycol.*, 1993, 29, 140–147.
- Johansen, J. R., Britton, C., Rosati, T. C., Li Xuesong, St.Clair, L. L., Webb, B. L., Kennedy, A. J., Yanko, K. S.: Microbiotic crusts of the Mojave Desert: factors influencing distribution and abundance. *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 341–371.
- Jørgensen, B. B.: Diffusion processes and boundary layers in microbial mats. In Stal, L. J., Caumette, L. J. (eds): *Microbial mats. Structure, Development AND Environmental Significance*. NATO ASI series G35, Springer, Berlin, 1994, 243–254.
- Jørgensen, B. B., Nelson, D. C.: Bacterial zonation, photosynthesis, and spectral light distribution in hot spring microbial mats of Iceland. *Microbial Ecology*, 1988, 16, 133–147.
- Juhász, A., Balogh, J., Csintalan, Zs., Tuba, Z.: Carbon sequestration of the poikilohydric moss carpet vegetation in semidesert sandy grassland ecosystem. *Acta Biologica Szegediensis*, 2002, 46, 223–225.
- Killian, Ch.–Fehér, D., avec la collaboration de M. Frank: *Recherches sur la microbiologie des sols désertiques*. Résultats des missions sahariennes Killian-Fehér. Encyclopédie Biologique. Lechevalier, Paris, 1939.
- Krassilov, V. A., Schuster, R. M.: Paleozoic and Mesozoic fossils. In Schuster, R. M. (ed.): *New Manual of Bryology*. Hattori Bot. Lab., Nichinan, 1984, 1172–1193.
- Krupa, J.: Anatomical structure of moss leaves and their photosynthetic activity. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 1984, 53, 43–51.
- Kürschner, H., Pócs, T.: Bryophyte communities of the loess cliffs of the Pannonian basin and adjacent areas, with the description of *Hilpertio velenovskyi-Pterygoneuretum compacti* ass. nov. Studies on the cryptogamic vegetation of loess cliffs, VI. *Nova Hedwigia*, 2002, 75, 101–119.
- Lange, O. L., Kidron, G. J., Büdel, B., Meyer, A., Kilian, E.: Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the 'biological soil crusts' covering sand dunes in the western Negev Desert. *Functional Ecology*, 1992, 6, 519–527.
- Lange, O. L., Meyer, A., Zellner, H., Heber, U.: Photosynthesis and water relations of lichen soil crusts: field measurements in the coastal fog zone of the Namib Desert. *Functional Ecology*, 1994, 8, 253–264.
- Lange, O. L., Belnap, J., Reichenberger, H.: Photosynthesis of the cyanobacterial soil-crust lichen *Collema tenax* from arid lands in southern Utah, USA: role of water content on light and temperature responses of CO₂ exchange. *Functional Ecology*, 1998, 195–202.
- Lewis, L. A., Flechtner, V. R.: Green algae (Chlorophyta) of desert microbiotic crusts: diversity of North America taxa. *Taxon*, 2002, 51, 443–451.

- Lugomela, C., Bergman, B., Waterbury, J.: Cyanobacterial diversity and nitrogen fixation in coastal areas around Zanzibar, Tanzania. *Algological Studies*, 103 (*Cyanobacterial Research*, 2), 2001, 95–115.
- Mischler, B. D., Churchill, S., P.: Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics*, 1985, 305–328.
- Mitchell, D. L., Karentz, D.: The induction and repair of DNA photodamage in the environment. In Young, A. R., Björn, L. O., Moan, J., Nultsch, W. (eds): *Environmental UV Phytobiology*. Plenum Press, New York, 1993, 345–377.
- Moore, P. D.: Life in the upper crust. *Nature*, 1998, 419–420.
- Obermayer, W., Poelt, J.: Contributions to the knowledge of the lichen flora of the Himalayas III. On *Lecanora sommervillii* Paulson (Lichenized Ascomycetina, Lecanoraceae). *Lichenologist*, 1992, 24, 111–117.
- Oberwinkler, F.: Fungus-alga interactions in basidiolichens. *Beihefte zur Nova Hedwigia, Festschrift J. Poelt*, 1984, 79, 739–755.
- Orbán S.: A *Riccia gougetiana* Mont. és más érdekes *Riccia* fajok a Hortobágyon. *Bot. Közlem.*, 1976, 62, 197–201.
- Oren, A.: Ecology of extremely halophilic microorganisms. In Vreeland, R. H., Hochstein, L. I. (eds): *The Biology of Halophilic Bacteria*. C. R. C. Press, Boca Raton, 1993, 25–53.
- Oren, A., Sechbach, J.: Oxygenic photosynthetic microorganisms in extreme environments. *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 13–31.
- P. Komáromy, Zs.: Soil algal growth types as edaphic adaptation in Hungarian forest and grass steppe ecosystems. *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, 1976, 22, 373–379.
- P. Komáromy, Zs.: Algal flora of Hungarian sandy soils, I. Some algological investigations in Kiskunság National Park, Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.*, 1979, 71, 57–63.
- P. Komáromy, Zs.: Algae living on the shore of some Hungarian astatic salt lakes. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.*, 1980, 72, 73–79.
- P. Komáromy, Zs.: A comparative study on the algal synusia of Hungarian grasslands and deciduous forests. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.*, 1983, 75, 47–53.
- P. Komáromy, Zs.: The algal synusia of solonetz, solonchak and solonchak-solonetz soils in Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.*, 1984, 76, 73–81.
- P. Komáromy, Zs.: The role of algal synusia of grassland in successional processes in Hungary. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hung.*, 1985, 77, 97–102.
- Palmer, R. J., Hirsch, P.: The endolithic photosynthetic microbial community of Skolithos-bearing rocks from Hochwacht beach (Holstein, Federal republic of Germany). *Arch. Hydrobiol.*, Suppl. Vol. 92, *Algological Studies*, 1991, 64, 483–488.
- Pantazidou, A., Roussomoustakaki, M.: Studies on Cyanophytes (Cyanobacteria) from stone monuments in Attica (Greece). *Arch. Hydrobiol.* Suppl. Vol. 117, *Algological Studies*, 1996, 83, 457–458.

- Patova, E., Sivkov, M.: Diversity of soil Cyanophyta, CO₂-gas exchange and acetylene reduction of the soil crust in the cryogenic soils (East-European tundra). *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 387–395.
- Petersen, J. B.: *Studies on the Biology and Taxonomy of Soil algae*. Reitzels, København, 1935.
- Pócs, T.: Tropical forest bryophytes. In Smith, A. J. E. (ed.): *Bryophyte Ecology*. Chapman and Hall, London, 1982, 59–104.
- Pócs T.: A löszfalak virágtalan növényzete I. Orografikus sivatag a Kárpát-medencében. Studies on the cryptogamic vegetation of loess cliffs, I. Orographic desert in the Carpathian Basin. *Kitaibelia*, 1999, 4, 143–456.
- Ponzetti, J. M., McCune, B. P.: Biotic soil crusts of Oregon's Shrub Steppe: Community composition in relation to soil chemistry, climate, and livestock activity. *The Bryologist*, 2001, 104, 212–225.
- Potts, M., Friedmann, E. I.: Effects of water stress on cryptoendolithic Cyanobacteria from hot desert rocks. *Arch. Microbiol.*, 1981, 130, 267–271.
- Proctor, M. C. F.: Structure and eco-physiological adaptation in bryophytes. In Clarke, G. C. S., Duckett, J. G. (eds): *Bryophyte Systematics*. Academic Press, London, 1979, 479–509.
- Proctor, M. C. F.: Physiological ecology of bryophytes. In Schultze-Motel, W. (ed): *Advances in Bryology*, 1. J. Cramer, Vaduz, 1981, 79–166.
- Proctor, M. C. F.: Physiological Ecology: Water relations, light and temperature responses, carbon balance. In Smith, A. J. E. (ed.): *Bryophyte Ecology*, Chapman and Hall, London, 1982, 333–381.
- Proteau, P. J., Gerwich, W. H., Garcia-Pichel, F., Castenholz, R.: The structure of scytonemin, an ultraviolet sunscreen pigment from the sheaths of cyanobacteria. *Experimentia*, 1993, 49, 826–829.
- Quesada, A., Leganés, F., Fernández-Valiente, E.: Environmental factors controlling N₂ fixation in Mediterranean rice fields. *Microbial Ecology*, 1997, 34, 39–48.
- Radwan, S. S., Al-Hasan R. H.: Oil pollution and Cyanobacteria. In Whitton, B. A., Potts, M.: *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space*. Kluwer, Dordrecht, 2000, 307–319.
- Rajczy, M.: About the active life of some xerophytic cryptogams in the dry season. *Studia Botanica Hungarica*, 1982, 16, 67–72.
- Reed, R. H., Richardson, D. L., Warr, S. R. C., Stewart, W. D. P.: Carbohydrate accumulation and osmotic stress in cyanobacteria. *J. Gen. Microbiol.*, 1984, 130, 1–4.
- Reisser, W., Houben, P.: Different strategies of aeroterrestrial algae in reacting to increased levels of UV-B and ozone. *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 291–296.
- Rikkinen, J.: *What's behind the pretty colours? A study on the photobiology of lichens*. *Bryobrothera*, 5. Finnish Bryological Society, Helsinki, 1995.
- Rogers, R. W.: Soil surface lichens in arid and semiarid south-eastern Australia. III. The relationship between distribution and environment. *Austr. J. Bot.*, 1972, 20, 301–316.

- Sass, L., Spetea, C., Máté, Z., Nagy, F., Vass, I.: Repair of UV-B induced damage of photosystem II via *de novo* synthesis of the D1 and D2 reaction centre subunits in *Synechocystis* sp. PPC 6803. *Photosyn. Res.*, 1997, 54, 55–62.
- Stal, L. J.: Mikrobielle Matlen. In Meyer-Reil, L.-A. and Köster, M. (eds): *Mikrobiologisches Meeresbodens*. Gustav Fischer, Jena, 1993, 196–220.
- Stal, L. J.: Physiological ecology of cyanobacteria in microbial mats and other communities. *New Phytol.*, 1995, 131, 1–32.
- Stal, L. J.: Cyanobacterial mats and stromatolites. In Whitton, B. A., Potts, M.: *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space*. Kluwer, Dordrecht, 2000, 61–120.
- Strandling, D. A., Thygeson, T., Walker, J. A., Smith, B. N., Hansen, L. D., Criddle, R. S., Pendleton, R. L.: Cryptogamic crust metabolism in response to temperature, water vapor, and liquid water. *Thermochimica Acta*, 2002, 394, 219–225.
- Straub, K. L., Benz, M., Schink, B., Widdel, F.: Anaerobic, nitrate-dependent microbial oxidation of ferrous iron. *Appl. Environ. Microbiol.*, 1996, 62, 1458–1460.
- Szujkóné-Lacza J., Kováts D., Orbán S., Verseghegy K., P. Komáromy Zs., Hajdu L.: Néhány egyszerű módszer a Hortobágy Nemzeti Park (HNP) növényfajainak és vegetációjának tanulmányozásához. *Studia Bot. Hung.*, 1976, 11, 83–106.
- Takács, Z., Csintalan, Zs., Sass, L., Laitat, E., Vass, I., Tuba, Z.: UV-B tolerance of bryophyte species with different degrees of desiccation tolerance. *J. Photochemistry and Photobiology*, 1999, Biol. 48, 210–215.
- Tuba, Z.: Light, temperature and desiccation responses of CO₂ exchange in desiccation tolerant moss, *Tortula ruralis*. In Pócs, T., Simon, T., Tuba, Z., Podani, J. (eds): *Proceedings of the IAB Conference of Bryoecology, Budapest-Vácrátót, Hungary, 5-10 August, 1985*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 1987, 137–150.
- Tuba, Z., Csintalan, Zs., Proctor, M. C. F.: Photosynthetic responses of a moss (*Tortula ruralis* ssp. *ruralis*), and the lichens *Cladonia convoluta* and *C. furcata* to water deficit and short periods of desiccation, and their ecophysiological significance: a baseline study at present-day CO₂ concentration, *New Phytol.*, 1996, 133, 353–361.
- Tuba, Z., Proctor, M. C. F., Csintalan, Zs.: Ecophysiological responses of homoiochlorophyllous and poikilochlorophyllous desiccation tolerant plants: A comparison and an ecological perspective. *Plant Growth Regul.*, 1998, 24, 211–217.
- Vági I., Fehér D.: *A talajtan elemei, különös tekintettel a talaj biológiájára és genetikájára*. M. Kir. Bányamérn. Erdőmérn. Főisk., Sopron, 1931.
- Vallentyne, J.: Sedimentary chlorophyll determination as a palaeobotanical method. *Can. J. Bot.*, 1955, 33, 304–313.
- Villeneuve, V., Warwick, F. V., Komárek, J.: Community structure and microhabitat characteristics of cyanobacterial mats in an extreme high Arctic environment: Ward Hunt Lake. *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 199–224.
- Vishnivetskaya, T. A., Rokhina, L. G., Spirina, E. V., Shatilovich, A. V., Vorobyova, E. A., Gilichinsky, D. A.: Ancient viable phototrophs within the permafrost. *Nova Hedwigia*, 2001, Beiheft 123, 427–441.

- Walsby, A. E.: The water-relations of gas-vacuolate prokaryotes. *Proc. Roy. Soc. London B*, 1980, 208, 73–102.
- Walsby, A. E.: Gas vesicles. *Microbiol. Rev.*, 1994, 58, 94–144.
- Warr, S. R. C., Reed, R. H., Stewart, W. D. P.: The compatibility of osmotica in cyanobacteria. *Plant, Cell, Environ.*, 1988, 11, 137–142.
- Whitton, B. A.: Soils and rice fields. In Whitton, B. A., Potts, M.: *The Ecology of Cyanobacteria. Their Diversity in Time and Space*. Kluwer, Dordrecht, 2000, 233–255.

A szerző és mások, a székfoglaló után megjelent legfontosabb, a témát érintő publikációi

- Belnap, J., Lange, O. L. (Eds.): *Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management*. Ecological Studies, 150. Springer, Berlin, revised 2nd ed. 2003.
- Gánti, T., Pócs, T., Bérczi, Sz., Ditrói-Puskás, Z., Gál-Solymos, K., Horváth, A., Nagy, M., Kubovics, I.: Morphological investigations on Martin spherules, comparisons to collected terrestrial counterparts. *Lunar and Planetary Science*, 2005, 36, 2026. (Abstract).
- Horváth, A., Bérczi, Sz., Gánti, T., Gesztesi, A., Pócs, T., & Szathmáry, E., Manrubia, S. C., Fernández-Remolar, D. & Ballesteros, O. P., (2004): DS-test in the Northern Polar Region: A proposal for Mars Express. *EGU 1st General Assembly, Nice, 2004*, for PS2.1/PS2.2 (Conveners: Garvin, J. & Chicarro, A.), Abstract.
- Horváth A., Gánti, T., Pócs, T., Bérczi, Sz. & Szathmáry, E. (2004): Astrobiology on Mars. Abstract No. F3.5/B. O. 11-0009-04 of the *Cospar Scientific Assembly 2004*, Paris, France, 18–25 July 2004.
- Horváth, A., Kereszturi, Ál, Bérczi, Sz., Sik, A., Pócs, T., Gesztesi, A., Gánti, T., Szathmáry, E. (2005): Annual change of Martian DDS-seepages. *Lunar and Planetary Science* 36, 1128. (Abstract)
- Pócs, T., Sabovljević, M., Puche, F., Segarra, J. G. M., Gimeno, C. & Kürschner, H.: *Crossidium laxefilamentosum* Frey & Kürschner, new to Europe and to North Africa. – *J. Bryol.* 2004, 26, 113–124.
- Pócs, T., Horváth, A., Gánti, T., Bérczi, Sz., Szathmáry, E.: Are the dark dune spots remnants of the crypto-biotic-crust of Mars? – 38. *Vernadsky/Brown mirosymposium on Comparative Planetology*, MS079, Oct. 27–29. 2003. Moscow (poster, 9 pp.).
- Pócs, T., Horváth, A., Gánti, T., Bérczi, Sz., Szathmáry, E.: Possible crypto-biotic-crust on Mar? *Proc. of the III European Workshop on Exo-Astrobiology. Mars: The search for Life*. Madrid, Spain, 18–20 November 2003. (ESA SP-545, March 2004), 265–266.
- Pócs, T., Szathmáry, E., Bérczi, Sz., Horváth, A., Gánti, T., Kereszturi, A. (2004): Cryptobiotic crust types, as earthy analogues of possible Martian life forms. *Abstracts of EANA Conference*, Milton-Keynes, November 22–25, 2004.

Szabó István Mihály

AZ MTA RENDES TAGJA

A BIOSZFÉRA MIKROBIOLÓGIÁJA

A mikroorganizmusok részvétele
a bioszféra négy milliárd éves evolúciójában

Elhangzott 2002. október 15-én

Tartalom

- I. A baktériumok (prokarióták) és a világegyetem kora
- II. A bioszféra anyag- és energiaforgalmazásának univerzális rendszerei
- III. A biológiai evolúció általános tendenciái
- IV. A baktériumok sejtmérettartó evolúciója
- V. A globális mineralizációs kontroll
- VI. A Naprendszer feltételezett benépesíthetőségi kontrollja
- VII. A baktériumok energiagazdálkodása hatékonyságának fokozódása mint evolúciós tendencia
- VIII. A baktériumok ősi anyagcseretípusainak (mint élő kövületeknek) milliárd évekre terjedő túlélése
- IX. Az energiagazdálkodás hatékonyságának szerepe a baktériumok közösségi szerveződésében
- X. A biokémiai funkciók hordozóinak redundanciája és diverzitása
- XI. Az egykori primitív (prokarióta) bioszféra mint a modern bioszféra elődje
- XII. A pro- és eukarióták közös, mai modern bioszférája
- XIII. Összefoglalás
- XIV. Irodalom

Az evolúció során a pro- és eukarióta mikrobák, továbbá a magasabb rendű növényi és állati eukarióták között, a valamennyiben közös biokémiai sablonra épülve létrejött globális anyag- és energiaforgalmi hálózat a bioszféra minden történését, a mélységi vizek kemizmusától a humán bélbióta funkciói révén az ember szellemi tevékenységéig, közvetve vagy közvetlenül, de mélyrehatóan befolyásolja. Minthogy a mikrobák láthatatlan világa rendkívül differenciálódott biokemizmusának megértése szorosan specializált szakismereteket igényel, ez lehet az oka annak, hogy az akár még a grandiózus méretű környezeti beavatkozások esetében is e szervezetek lehetséges környezetrontó és alattomosan ható közbeavatkozását gyakran tévesztik szem elől. A környezetvédelem gyakorlatában a legtöbb tévedés, akár milliárdos károkat okozó hibás tervezés vagy kockázatos kísérletezés, általában a feladatok mikrobiológiai hátterének elégtelen ismeretéből ered. Példaként itt csak a Dunai Vízlépcső visegrádi duzzasztójának tervezésénél számításon kívül hagyott, súlyosan vízminőségrontó szaprobiológiai dinamika körül lezajlott vitára (lásd Szabó, I. M., 1990; 1991; Erdélyi, 1994) vagy a Tisza cianidszennyezés okozta katasztrófájának gyors elhárítására javasolt és a mikrobiológiai tényezőt teljesen figyelmen kívül hagyott, nagy szerencsénkre kivitelezésre sohasem került kémiai vízkezelési eljárás (Kótai, 2000) kritikáira utalok (lásd Szabó, I. M. hozzászólásait az MTA 2000. május 24-i vitaülésének előadásaihoz, továbbá Szabó, I. M. professzornak e témakörben leszűrt tanulságait: 2001). A magam részéről a bioszféra mikrobiológiájának részletekbe menő bemutatását az Akadémiai Kiadó munkatársainak segítségével, ez idáig három vagy négy kiadást megért négy kötet három és fél ezer oldalán kíséreltem meg (lásd Szabó, I. M., 1998–2005). Tény azonban, hogy ezzel e munkának még a feléhez sem értem. Alant a bioszféra mikrobiológiájával foglalkozva csak azoknak a kardinális fontosságú és sajnos mindmáig nem jól ismert evolúciós tendenciáknak a vázlatos bemutatására törekszem, melyek a kiterjedt ökoszisztémák, biogeokémiai és összehasonlító genetikai vizsgálatok tanúsága szerint a baktériumok anyagcsere-potenciáljának csaknem áttekinthetetlenül szélesre tárulásával a bioszféra fejlődését csillagászati időskön át meghatározott irányba terelték.

I. A baktériumok (prokarióták) és a világegyetem kora

Az élet megjelenésének és napjainkig tartott evolúciójának idejét a világegyetem egészének becsült teljes időtartamával összehasonlítani talán az egyik leginkább csábítónak tűnő próbálkozása lehet annak a kutatónak, aki a Glatz szerinti (2002) „természettörténet” (a „természet-” az „élet-” és az „embertudomány” egyfajta ötvöze) kutatási iránya iránt érez különös elhivatottságot. Az 1. táblázaton Barrow és Silk (1980) általunk módosított vázlatával az ősrobbanástól egészen a *homo sapiens* fellépéséig a világegyetem feltételezett korszakait szándékozunk érzékeltetni. Más szerzők eltérő becsléseivel szemben leginkább az a javaslat látszik elfogadhatónak, miszerint a kezdet kezdete, az ősrobbanás időpontja mintegy 20×10^9 év távlatába helyezhető. Ezek szerint a világegyetem 20 milliárd éves létezése során, amíg a gondolkodó emberi lény létrejöttéhez, legalábbis a Földön, négy milliárd évre volt szükség, addig a prokarióták (baktériumok) evolúciója az első primitív, de már önálló anyagcserére képes ősbaktériumok kialakulásáig mintegy 120–200 millió évet vehetett igénybe. Figyelembe kell azonban azt is vennünk, hogy a jelzett négy milliárd év rendkívül hosszú idő, mely alatt valamely bolygón a biológiai fejlődés folytonosságát számtalan globális tragédia és katasztrófa szakíthatja meg, esetleg korszakokkal is visszavetheti s így sok tíz- vagy százmillió éves ismétlésekre kényszerítheti. Következésképpen az emberig vezethető biológiai evolúció hossza más bolygókon akár öt- vagy hatmillárd évre is kiterjedhet. Ily módon kézenfekvőnek látszik annak feltételezése, hogy annak valószínűsége, miszerint a Tejútrendszer valamely, a Naprendszeren túli bolygóján (ilyeneket már ismerünk) mikroorganizmusok léteznek, több ezerszeresen nagyobb lehet, mint hogy ott emberi lények vannak. Hasonlóan ugyanott, a magasabb rendű állati vagy növényi szervezetek előfordulásának valószínűsége is több százszorosa vagy akár ezerszerese lehet az emberszerű lényekének. A hominid gondolkodó lények kialakulása tehát csillagászati időket igénybe vevő evolúciós történések hosszú láncolata, melynek időtartama meghaladhatja akár a galaxisok evolúcióját is, és kiterjedhet a világegyetem létezése teljes időtartamának több mint egyötödére. Ezzel szemben a mikroorganizmusok első primitív sejtjeinek fotonokkal energizált „összeszerelése” (önszerveződése) az abiotikus történések során szintetizálódott alap-építőelemekből, ami valójában minden biológiai evolúció (az emberének is) kiinduló sarkalatos pontja, a *homo sapiens* teljes evolúciós idejének legfeljebb egyhuszadát ha egyáltalán kiteszi.

1. táblázat
*A világegyetem, a Tejút-, ill. a Naprendszer főbb korszakainak egybevetése
a biológiai evolúcióval*

Kozmikus idő	Korszak	Vörös eltolódás	Történések	Évvel ezelőtt
0	„Egyedüliség”	Végtelen	Nagy robbanás	
10^{-43} s	Planck-idő	10^{32}	Részecskeképződés	
10^{-6} s	Hadron-kor	10^{13}	Proton-antiproton annihiláció	20×10^9
1 s	Lepton-kor	10^{10}	Elektron-pozitron annihiláció	
1 min	Sugárzás-kor	10^9	Hélium- és deutérium-magszintézis	
10 000 év	Anyag-kor	10^4	Az anyag dominanciája	
300 000 év		10^3	A világegyetem átlátszóvá válik	$19,9997 \times 10^9$
$1-2 \times 10^9$ év	Galaktikus differenciálódás	10–30	Galaxisok létrejötte	$18-19 \times 10^9$
3×10^9 év		5	Galaxisok csoportosulása	17×10^9
4×10^9 év			Protogalaxisunk összeroppan	16×10^9
	Tejútrendszer			
$4,1 \times 10^9$ év		3	Az első csillagok létrejötte	$15,9 \times 10^9$
$15,2 \times 10^9$ év			Protoszoláris csillagközi felhő	$4,8 \times 10^9$
$15,3 \times 10^9$ év	Naprendszer		A protoszoláris felhő összeroppan	$4,7 \times 10^9$
$15,4 \times 10^9$ év			Bolygóképződés	$4,6 \times 10^9$
$15,7 \times 10^9$ év			Bolygókon kráterek	$4,3 \times 10^9$
$15,9 \times 10^9$ év	Biológiai		Precelluláris evolúció	$4,1 \times 10^9$
16×10^9 év	evolúció		Az első baktériumok	$3,9 \times 10^9$
20×10^9 év			Homo sapiens	1×10^5

II. A bioszféra anyag- és energiaforgalmazásának univerzális rendszerei

A természetben, így az emberi települések régióiban is, szakadatlan folyamatossággal öt alapvető geokémiai-geobiokémiai típusú anyag- és energiaforgalmazás történései zajlanak. Felismerésük avagy a kombinációikban érvényesülő dinamikáik kezeléséhez szükséges geobiokémiai-mikrobiológiai ismeretek mindennemű környezeti beavatkozás alapvető előfeltételének minősíthetők. Közép- és felsőfokú oktatási tantervi programjaink hiányosságának tudható be, hogy ezek az ismeretek a hazai köztudatban gyakran még a természet anyag- és energiaforgalmazása alatt felsorolt öt alapvető típusának létezésére sem terjednek ki.

1. Tisztán *fizikai-kémiai rendszerek* történései, melyekben közvetlen biológiai-biokémiai hatások nem érvényesülnek. E történések a termodinamika törvényeinek érvényesülésével spontán koordináltak. Példa ezekre a tengerek vize és a légkör között lezajló gázcserek és kialakuló változó gázegyensúlyok (Szabó, I. M., 1999).
2. *Biológiai rendszerekben* – akár egyedi, akár közösségi szinten – a (bio)kémiai és a (bio)fizikai történések végső soron termodinamikailag szabályozottan, bonyolult és DNS-ben kódolt információknak, utasításoknak megfelelően, evolucionálisan kialakult kényszerpályákon haladnak, és ezek szerint koordináltak.
3. *Ökológiai* (vagy biogeocönózisnak leírt) *rendszerekben* (*ökoszisztémákban*) mint kibernetikai szuperrendszerekben (Szabó, I. M., 1992, 1998) fizikai-kémiai és biológiai alrendszerek integrált együttműködése zajlik. Ezért nem valódi biológiai rendszerek. A vas korróziója pl. ökológiai rendszerben bontakozik ki (Szabó, I. M., 1999), a vízben a fémvas elektrokémiai oldása során ferroionokat ad le. Ezeket a vasoxidáló *Ferrobacterium ferrooxidans*-sejtek (Szabó, I. M., 1999) energianyerésükhöz (rozsdát alkotó) ferriionokká oxidálják. Az elektrokémiai és a biológiai rendszer működése koordinált. Nagyon különböző méretű és komplexitású ökoszisztémák léteznek. Elvileg a bioszféra is egyetlen ökoszisztémának tekinthető.

Az utóbbi években magyar szakirodalomi kiadványokban az ökológiai tudomány több terminusának, így az ökoszisztémának is sajátos, a nemzetközivel összeegyeztethetelen definíciói láttak napvilágot. Én mereven, csakis az elfogadott nemzetközi terminusokat használom, míg az ilyen kis létszámú követő által sugalltakkal kritikai szinten sem foglalkozom.

4. *Biológiai ellenőrizetlen biokémiai történések.* Az elpusztult mikro- és makroszervezetek széteső sejtjeiből, ill. testszöveiteiből enzimek, metabolitok, bioaktív vegyületek, bioszintetizált sejtépítő elemek stb. tömegei szabadulnak fel, és aktivitásukat még hosszabb-rövidebb ideig megtartva (pl. mint „szabad enzimek” Szabó, I. M., 1992) szóródnak környezetükben. Termodinamikai kontroll alatt álló, mindamellettt kaotikus, biológiai ellenőrizetlen és szabályozatlan posztmortális aktivitásaikkal, irányítatlan lebontó, szintetizáló és transzformáló reakcióikkal nagyon fontos szerepet vihetnek természeti folyamatokban. Így pl. a talajosodásban, a humifikáció kezdeményezésében (Szabó, I. M., 1998), a kőzetek, ill. ásványok genezisében, az emberi környezet toxicitásnövelésében vagy detoxifikálásában, vegyületek biodegradálhatóságának megváltoztatásában stb.
5. *Geokémiai szénülés.* A felhalmozódó és gyors mikrobiológiai lebontásnak alá nem vetett holt szerves anyagokat felépítő kémiai elemek atomjainak leegyszerűsödő elrendeződése, a komplex kémiai szerkezetek atomkonfigurációinak szabadenergia-csökkenéssel és növekvő termodinamikai stabilitással járó spontán módosulása. Ennek során a C-atomok viszonylagos feldúsulása, ciklizálódása, aromatizálódása, az aromás gyűrűk elhalósodása (s egyszersmind e szerkezetek egyre nehezebb biodegradálhatóságának kialakulása) megy végbe, ami tőzegek, barna és fekete kőszenek, továbbá egyéb kausztobiolitok képződéséhez vezet, és végül is e folyamat a grafitosodásba torkollhat (Szabó, I. M., 1992, 1998). Mindez egyes kutatók szerint az élet keletkezésével és differenciálódásával szemben fordított irányú geokémiai visszautat jelent. Más szóval a biológiai rendszerek termodinamikailag valószínűtlenül komplex és csak nagy arányú, folyamatos energiafelhasználással s ily módon állandó entrópiagerjesztéssel fenntartott, de valamilyen ok folytán már a pusztulás útjára jutott szerkezeteinek termodinamikailag egyre valószínűbb állapotba történő folyamatos és spontán visszarendeződése. Óriási méreteivel a geokémiai szénülés (különösen a karbon korban) a bioszféra evolúciója során mindig is meghatározó szerepet játszott, és az egyik legnagyobb kerékkötője volt az elemek biogeokémiai körforgalmának gátlásával az ember felé irányuló törzsfajlás kibontakozásának.

III. A biológiai evolúció általános tendenciái

A biológiai evolúció rövid, de lényegretörően általánosítható definíciójának megfogalmazása mindig is nehézségekbe ütközött. Egyesek, közöttük napjainkban még magyar kutatók is, talán ezért is kísérleteznek (igencsak hiába) teljes tagadásával. Valójában a biológiai történések évmilliókon és -millárdokon át tartó bonyolult, sokoldalúan összefonódó és meghatározott irányba tartó, mind egyedi, mind közösségi szinten önszabályozott tevékenysége folyik! A biológiai evolúció kibontakozását jellemző számtalan, ún. evolúciós tendenciából, a mind a pro-, mind az eukariótákra egyaránt érvényeseket válogatva (Szabó, I. M., 1998) a legjellemzőbbeket a 2. táblázat szemlélteti. A történések és folyamatok irányultsága kézenfekvő: haladás az egyre komplexebb, szorosabban szabályozott, anyag- és energiaforgalmazásában pontosabban kanalizált, mind nagyobb produktivitású, az élettelen környezet anyagcseréjével mind jobban szinkronizált közösségi és egyedi szintű anyagcsererendszerek felé. Bár a pro- és eukarióták evolúciós tendenciái szorosan egybeesnek, mégis, amint azt a következőkben látni fogjuk, a baktériumok (prokarióták) fejlődéstörténeti kibontakozásának néhány olyan jellemvonását is (pl. mérettartás stb.) nyilvántartjuk, mely az eukariótákra legalábbis általánosságban csak kevésbé jellemzők.

2. táblázat

A biológiai evolúció pro- és eukariótákra általánosan érvényes tendenciái

-
1. Expanzió minden lehetséges irányban
 2. A biológiai produkció és a mindenkori biomassza növekedése
 3. A szerves anyagok csökkenő mérvű (geokémiai) szénülése
 4. A humifikáció visszaszorulása
 5. Nő a biológiailag forgalmazott kémiai elemek száma és tömege
 6. A kémiai elemek geobiokémiai ciklusainak gyorsulása
 7. Nő az ökoszisztéma-szintű energiaáramlás sebessége és az entrópiagerjesztés
 8. Fokozódik az energiaáramlás kanalizációjának pontosítása
 9. Termodinamikailag mind valószínűtlenebb biológiai szerkezetek gerjesztése
 10. A szervesanyag-szintézis és -lebontás mind hatékonyabb szinkronja
 11. Fokozódó biokémiai komplexitás
 12. A funkcionális típusok (fajok) számának (diverzitásának) növekedése
 13. A közösségi anyagforgalom mind szorosabb ellenőrzése, ill. szabályozása
 14. Nő a totális genetikai információkészlet mérete és diszpergáltsági foka
 15. Nő a biológiai frakció és az élettelen környezet funkcionális egybehangolása
-

IV. A baktériumok sejtmérettartó evolúciója

Mai felfogásunk szerint az első primitív baktériumsejtek összeszerelése az ősi óceánok vizében vagy sekély mélységű üledékeiben agyagásványok felületén, adszorbeált állapotban mehetett végbe. Történt ez folyamatos válogatással, azon szerves és szervetlen vegyületek molekuláinak felhasználásával, melyek előzetesen abiotikus úton, sugárzó energia gerjesztő hatására szintetizálódtak. Ezen önszerelés (önszerveződés) idejét durván négymilliárd évvel korábbra tehetjük, vagyis valamivel kevesebb, mint félmilliárd évvel azt követően, hogy a Föld bolygó egy felrobbant szupernóva sokkhullámai hatására gáz- és porfelhőből a mai méretű égitestté préselődött össze. Az első ilyen adszorbeált állapotban létrejött és biokémiailag ebben a pozícióban is aktív protosejtek mérete nagyon változó lehetett. A további természetes szelekció azonban már a kezdet kezdetén azokra a sejtekre válogatott, amelyek még tartalmazták az aktív, önálló anyagcserére képesítő valamennyi sejtorganelumot, szerkezeti elemet, funkciót viselő vegyületek korlátozott számú molekuláit, energiahordozókat és a védelmi kültakarót (legalább egy kromoszómát, kevés riboszómát, a transzkripcióhoz és a translációhoz szükséges enzimeket, ill. építőelemeket, nagy energiájú foszfátkötéseket hordozókat stb.) a lehető legkisebb sejt volumenben összetömörítve. A végül is az aktív (más biológiai anyagcsererendszerektől legalábbis minimális szinten független, autonóm) anyagcsere lehető legcsekélyebb térkövetelményére irányuló szelekció mintegy $1 \mu\text{m}^3$ volumenű protosejttípus (az első „önműködő” élőlény) stabilizálódásához és térfoglalásához vezetett, míg a kisebb volumenűek elpusztultak. Később az évmilliók során jöttek ugyan létre, stabilizálódtak és a mai napig is léteznek ennél kisebb sejtekkel jellemezhető mikrobák is, de ezek önálló anyagcserére képtelenek, paraziták és pl. a gázdasejtek enzimeire utaltak. A megközelítően $1 \mu\text{m}^3$ sejttérfogat a prokarióták földtörténeti evolúciója során abszolút fontosságúnak bizonyult. *A baktériumok rendkívüli konzervativizmussal ragaszkodva e sejtmérethez, négymilliárd éven át csodálatosan gazdag és hosszú útját tették meg az anyagcsereutak differenciálódásának, az energiagazdálkodás hatékonysága növelésének, a sejtfal és a membrán szerkezeti tökéletesedésének, a genetikai plaszticitásnak, a környezettel folytatott információcserének stb.* Ez a mérettartó konzervativizmus sohasem volt jellemző az eukariótákra! A 3. táblázat egy egyszeri összehasonlítással igazolja a baktériumok mérettartását. A *Clostridium acetobutylicum* ősi típusú primitív, csak fermentálni képes szervezet sejtmérete alig különbözik a nála sokkal fejlettebb, gyakorlatilag ultramodern, mind fermentálni, mind aerob vagy számos

3. táblázat

*Az ősi típusú C. acetobutylicum és a modern E. coli fajok összehasonlítása
néhány szelektált bélyeg alapján*

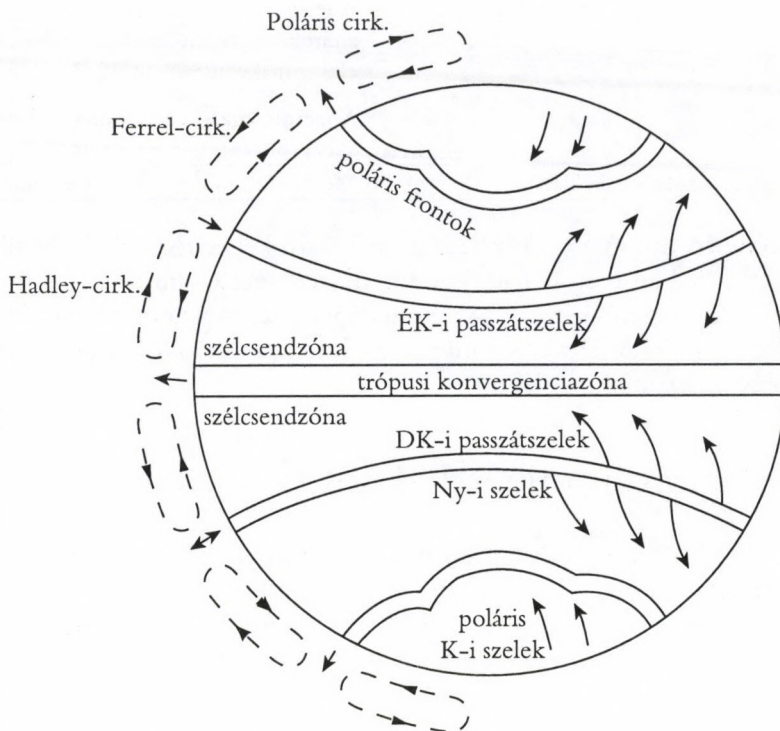
	μm -0 $-1,0$ $-2,0$	
<i>Clostridium acetobutylicum</i>		<i>Escherichia coli</i>
Sejtfal: Gram ⁺		Sejtfal: Gram ⁻
Anaerob		Aerob; fakultatív anaerob
Csak fermentál (szubsztrátszintű foszforiláció): glükózból laktátot, acetátot és butirátot termel.		Fermentál.
Légzési elektrontranszport-lánc nincs.		A légzési elektrontranszport-láncban a citokromok rugalmas variálása a terminális elektronakceptor minősége szerint
		Anaerob légzéshez terminális elektronakceptorok: nitrát, nitrit, fumarát stb.
Membránkötődésű ATPáz		Membránkötődésű ATP-szintetáz

különböző típusú anaerob légzésre egyaránt képes *Escherichia colitól*. Mint a következőkben még láthatjuk, e jól kikísérletezett minimális sejtméret és az önálló anyagcsere-képesség kombinációja e szervezetek számára, de még az egész bioszférára nézve is szinte alig felmérhető előnyöket és meggyorsított evolúciós haladást biztosított.

V. A globális mineralizációs kontroll

A köbmikronnyi sejtvolume mind az aktív, mind az inaktív baktérium-sejteknek, spóráknak rendkívüli mobilitást tesz lehetővé s így módon az eróziós erők (szél, víz stb.) hatására helyzetüket a Földön a Déli- és az Északi-sark között, rövid idő alatt, akár ezer kilométerekkel is változtathatják. Másrészt az önálló anyagcsere-képesség biztosítja számukra, hogy ahol megtelepednek, ott a környezeti körülményektől függően akár azonnal aktív anyagcserét kezdeményezzenek. A modern bioszféra légkörében, elsősorban is a troposzférában, a legkülönbözőbb biokémiai aktivitású és ökológiai toleranciájú baktériumok sejtjeinek milliárdjai szüntelenül, min-

denütt szóródnak, és változó kombinációkban ülepednek. A gyakran fontos, pl. ipari szintézis termékek (növényvédő szerek stb.) lebontására is képesek enzimekre kódoló, újonnan megjelent mutánsokat is tartalmazó jövevények közül, spontán szelekcióval, a helyileg talált holt szerves anyagok és ipari hulladékok kémiai összetételének megfelelő mineralizációs társulások alakulnak és lépnek egymást váltva, szukcesszió szerűen aktivitásba. A baktériumok globális mérvű, nagyon gyors szóródását a troposzféra szélrendszerei (lásd 1. ábra) biztosítják. A prokarióta mikroorganizmusok ezen évmilliárdok alatt kialakult globális mineralizációs kontrollja lehetővé teszi, hogy a holt szerves anyagok lebontása és ásványosítása s így a bennük foglalt kémiai elemek asszimilálható állapotban végbemenő visszacsatolása a producens szintre a bioszféra minden régiójában az ott biológiailag lehetséges maximális aktivitással történjék (lásd Az anyagkörforgalom szakadatlanságának biztosítása. A globális mikrobiológiai kontroll. Szabó, I. M., 1998, 784.).

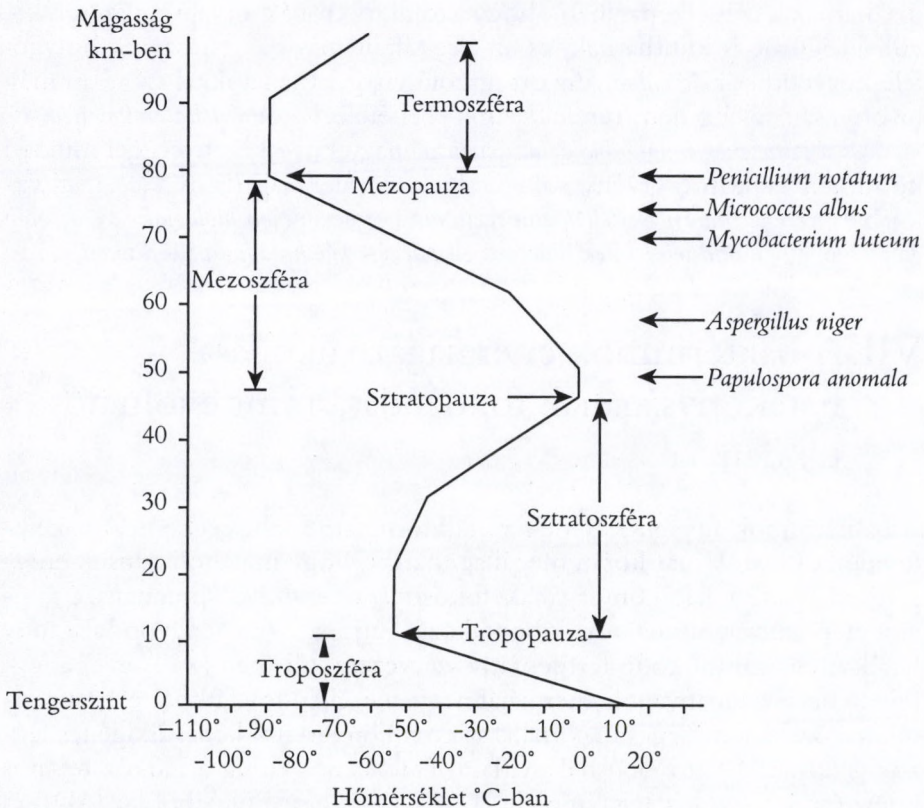


1. ábra

A baktériumok tömeges szóródását a troposzférában és ülepedésüket a szárazulatokra és vizekre az ábrán bemutatott és szorosan egymásba hatoló földi szélrendszerek teszik lehetővé

VI. A Naprendszer feltételezett benépesíthetőségi kontrollja

A minimális méretű (ezért rendkívül mobilis) és önálló anyagcseréjű biológiai rendszerek létezése az élet kozmikus expanziójának is elsőrendű előfeltétele. A szakemberek szerint nagy a valószínűsége annak, hogy mikroorganizmusok a Föld atmoszférájából – ahova meteorológiai rakéták mikrobiológiai mintavevőinek segítségével már igazoltan, élet- és ellenállóképes állapotban, 70–80 km magasságig (lásd 2. ábra) is rendszeresen feljuthatnak – különle-



2. ábra

A Föld légkörének alapvető rétegződése. Az ábra jobb oldalán azok a mikroorganizmusok szerepelnek, melyek előfordulását a nyilakkal jelölt magasságokban, meteorológiai rakéták mintavevőinek segítségével viszonylag nagy gyakorisággal mutathatták ki

ges légköri zavarok esetén (pl. vulkáni kitörésekkor stb.) akár a bolygóközi térségbe is kilöködhetnek. Ott, amennyiben az ilyen űrben vándorló propagulumokat e szervezetek eredeti, földi miliójából származó és rájuk tapadó agyagásvány-részecskék árnyékolják le, úgy védelmük a szoláris sugárzással szemben már biztosított lehet, és ismerve e szervezetek évezredekre kiterjedhető túlélőképességét, eljuthatnak a Naprendszer legtávolabbi bolygóinak, holdjainak vagy más keringő űrojektumainak a felszínére. Azt jelenti ez, hogy a Föld bioszférájából származó mikroorganizmusok a Naprendszer térségeit biológiailag elfoglalható miliók jelenlétére már akár négy milliárd év óta ellenőrizhetik. Egyes nézetek szerint nincs kizárva, hogy ha a Marson mikroorganizmusokat találnak, úgy azok a Földről származhatnak. Az is elképzelhető, hogy a földi mikrobák a Naprendszeren kívüli világűrbe is kijuthatnak, és az élet csíráit más naprendszerek bolygói felé közvetíthetik (3. ábra). Az ezt igazoló vizsgálati adatokkal azonban még bizonyosan sokáig nem rendelkezünk. Feltételezhetően *a határokat nem ismerő és a végtelenbe haladó biológiai expanzió* nagy következetességgel minden körülmények között érvényesülő evolúciós tendenciája (lásd 2. táblázat) valószínűleg az *eredendően élettelen univerzumnak egyre inkább biológiai, végső soron gondolkodó hominid lényeknek alávetett ellenőrzése felé haladását tükrözheti!*

VII. A baktériumok energiagazdálkodása hatékonyságának fokozódása mint evolúciós tendencia

A baktériumok anyagcseréjének a Föld története során végbement tökéletesedését kutatók már korán megállapíthatták, hogy metabolizmusuk energiagazdálkodása hatékonyságának fokozódása rendkívül pregnáns evolúciós tendenciát mutat. A kibontakozás útja az ősi, nagyon alacsony hatékonysággal működő fermentatív szervezetektől (kb. 4×10^9 éve) a legfejlettebb és a tápanyagok energiáját nagy energiájú foszfátkötések szintéziséhez közel a lehetséges maximális szinten konvertálni képes oxigénes légzőkig (kb. 2×10^9 év óta) haladt (lásd 4. táblázat). Amíg a glükóz tejsavas erjesztése során a két tejsavmolekula előállítását egy glükózból két ADP és két anorganikus foszfát felhasználásával két nagy energiájú foszfátkötés (2 ATP) szintézise kíséri, addig egy glükózmolekulával az Embden–Meyerhof út és a citrátkör közbeiktatásával az oxigénes légzők nettó 38 nagy energiájú foszfátkötést szintetizálhatnak. Utóbbi esetben a biológiai munka

végzését sokszorososan nagyobb energiatartalékok támogathatják. A különböző elektrondonor vegyületekkel mint energiaforrással és különböző terminális elektronakceptorokkal dolgozó anaerob (vas-, nitrit-, nitrát-, szulfát- stb.) légzők (lásd 4. táblázat) energiagazdálkodása hatékonyságának szintje széles evolúciós skálán a fermentálók és az oxigénes légzőké között helyezkedik el. Az energiagazdálkodás hatékonyságának fokozódása az egyre nagyobb teljesítményű és bonyolultabb működésekre képes biológiai rendszerek megjelenését és 2×10^9 évvel ezelőtt az eukarióta sejtek összeszerelhetőségét tette lehetővé.

VIII. A baktériumok ősi anyagcseretípusainak (mint élő kövületeknek) milliárd évekre terjedő túlélése

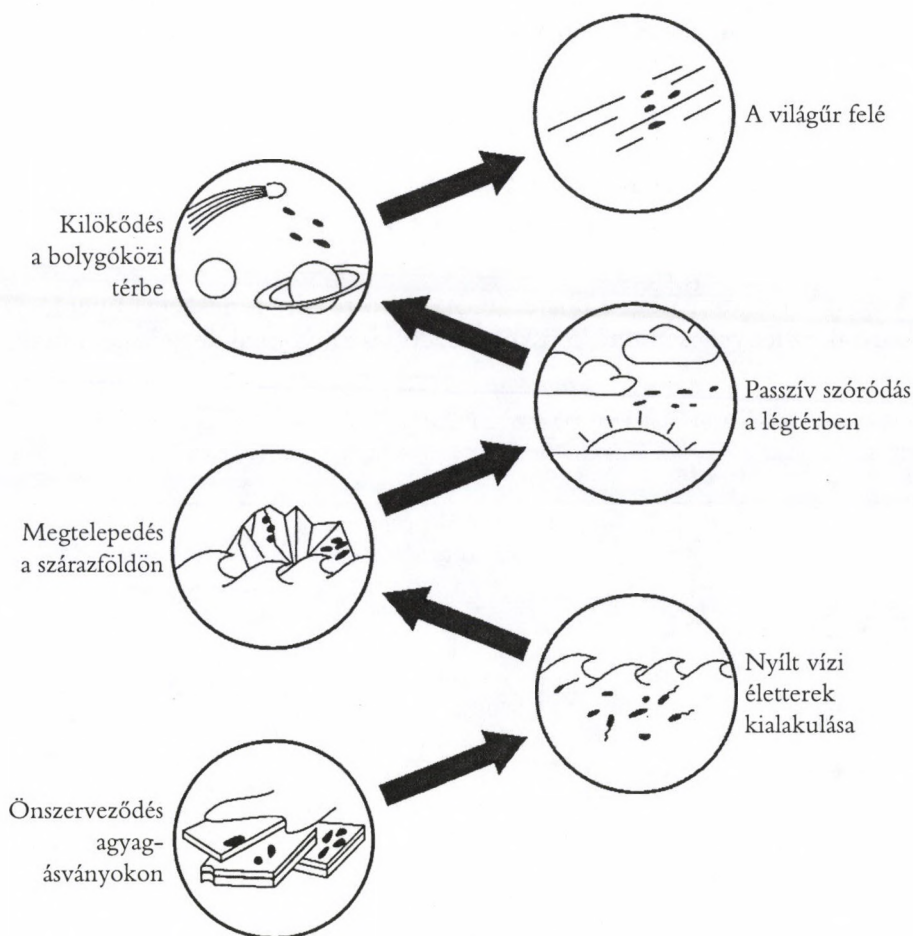
A Föld több mint négymilliárd év óta tartó történetének egyes geológiai korszakait lényegesen eltérő ökoszisztémái viszonyokkal, légkör- és tenger-

4. táblázat

Példák a mind hatékonyabb energetikai anyagcserével működő prokariótafajok evolúciós sorrendjére a bioszféra első kétmilliárd éve során

3,9– 4×10^9 éve Fermentálók (pl. <i>Clostridium</i> spp.)
↓
$3,8 \times 10^9$ éve Szulfátlégzők (pl. <i>Desulfovibrio desulfuricans</i>)
↓
Vas-, kén-, urán- stb. légzők (pl. <i>Desulfuromonas acetoxidans</i>)
↓
Nitrátlégzők (pl. <i>Bacillus stearothermophilus</i>)
↓
2×10^9 éve Oxigénnel légzők (pl. <i>Azotobacter chroococcum</i>)

kemizmussal, vulkánossággal stb. jellemezhetjük. A prokarióták párhuzamosan zajlott evolúciójának első nagy és főleg még a reduktív légkörhöz kötött, több mint kétmilliárd éves korszaka idején, a folyamatosan változott geobiokémiai viszonyokhoz leginkább adaptált, specializált anyagcseréjű baktériumok egymást domináns vagy vezető pozíciójukban (de nem létezésükben) váltva jelentek meg. Ellentétben az eukariótáknak már az



3. ábra

A baktériumok szétterjedése a létrejöttüket lehetővé tevő agyagásványok felületéről ($4,2 \times 10^9$ éve) a tengerek nyílt vizébe (4×10^9 éve), a szárazulatokra ($2,5 \times 10^9$ éve), a légkörbe ($2,6 \times 10^9$ éve) és feltehetően egyidejűleg a bolygóközi térségbe, majd a Naprendszeren túlra

5. táblázat

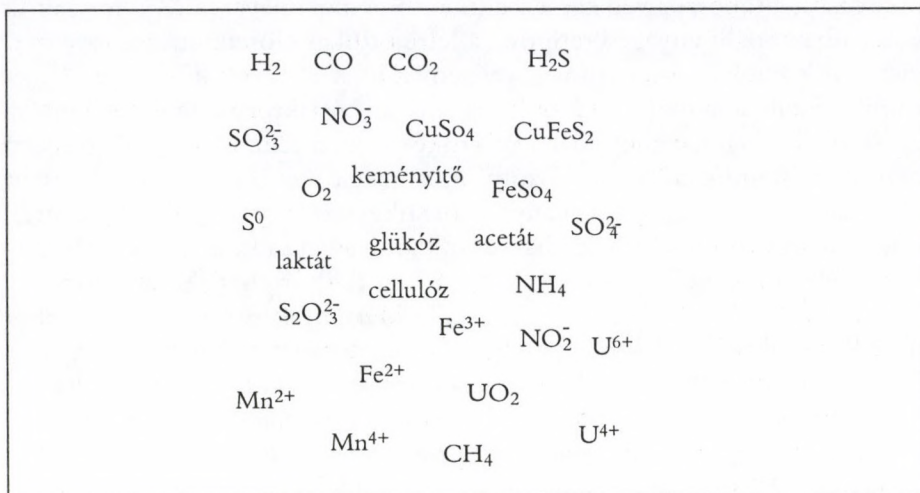
Néhány, a modern bioszférában funkcionáló és generikus szinten nyilvántartott baktérium-anyagcseretípus becsült leszármazási kora években

<i>Sulfolobus</i>	$3,8 \times 10^9$ év
<i>Thermoplasma</i>	$3,8 \times 10^9$
<i>Methanococcus</i>	$3,8 \times 10^9$
<i>Desulfovibrio</i>	$3,0 \times 10^9$
<i>Halobacterium</i>	$3,0 \times 10^9$
<i>Clostridium</i>	$3,0 \times 10^9$
<i>Methanobacterium</i>	$2,2 \times 10^9$
<i>Rhizobium</i>	$2,2 \times 10^9$
<i>Propionibacterium</i>	$2,2 \times 10^9$
<i>Aeromonas</i>	900×10^6
<i>Escherichia</i>	900×10^6
<i>Rhodopseudomonas</i>	700×10^6

oxidatív légkörben végbement kétmilliárd éves és a leszerepelt anyagcsere-típusokat legtöbbször véglegesen eltüntető evolúciójával, a régi korszakok vezető bakteriális anyagcseretípusai a létrejöttüket elősegített öskörnyezeti viszonyok radikális megváltozásával sem tűntek el. Ezek különböző mikromiliókben, a bioszféra különleges, bizonyos faktorok tekintetében az egykori viszonyokat még idéző mikrokörnyezeti feltételei között mind a mai napig fennmaradhattak közöttünk mint élő kövületek, még ma is itt léteznek. Az 5. táblázat néhány, napjainkig szerény populációs szinten túlélt, de egykoron a bioszférában domináns vagy uralkodó szerepet betöltött baktériumgenust és azok valószínűsített földtörténeti korát (Szabó, I. M., 1998, 1999, 2001) tárja elénk. A baktériumok e milliárdnyi évekre terjedő rendkívüli túlélési képességének jelentőségét akkor érthetjük meg igazán, ha tekintetbe vesszük, hogy ezen *specializált ősi típusú szervezetek aktív jelenlétével és gyors beavatkozási lehetőségeivel hatalmas mértékben kitárul a mai modern bioszféra nagyon különböző fizikai-kémiai károsításokkal szembeni toleranciája*. Más szóval napjaink bioszférája rendelkezik mindazokkal a biológiai-biokémiai aktivitásokkal, melyeknek vészhelyzetenkénti gyors, magas szintre fokozásával képes fenntartani (ha nem is az ember, de) az élet folytonosságát olyan súlyos kimenetelű változások közepette, melyek a Földet az utolsó 4 milliárd év alatt eddig egyáltalán érték.

IX. Az energiagazdálkodás hatékonyságának szerepe a baktériumok közösségi szerveződésében

Láthattuk, hogy az anyagcsere energiagazdálkodása hatékonyságának (a tápanyagok energiatöltésének felhasználása, a lehetséges maximális szinthez közelítve, nagy energiájú foszfátkötések szintéziséhez) növekedése a baktériumok evolúciójának jellemző vonása. Az anyagcsere energiaellátásának mértéke valójában mindenkoron egyik döntő meghatározó tényezője a baktérium-anyagcseretípusok közötti természetes szelekció kimenetelének. Ez érvényesült milliárd évekkel ezelőtt, de ma is. A modern környezetvédelem gyakorlata szempontjából e tény ismerete kiemelkedő fontosságú. A 4. ábrán az emberi környezetből valamely baktériumokkal benépesült és uránnal szennyezett talaj-milió energetikailag kiaknázható szerves és szervetlen kémiai komponenseinek egy lehetséges aspektusát mutatjuk be. Mindenekelőtt megállapítható, hogy a potenciálisan elektrondonor energiaforrásoknak és a lehetséges akceptoroknak ezen sokféle kombinációs lehetőségeket nyújtó aspektusa a baktériumok számára az energiaszerzéshez és konzerváláshoz gazdag készleteket rejt. Így nagy energiájú foszfátkötések szintézisére nyílik lehetőség a keményítő depolimerizálásával nyert



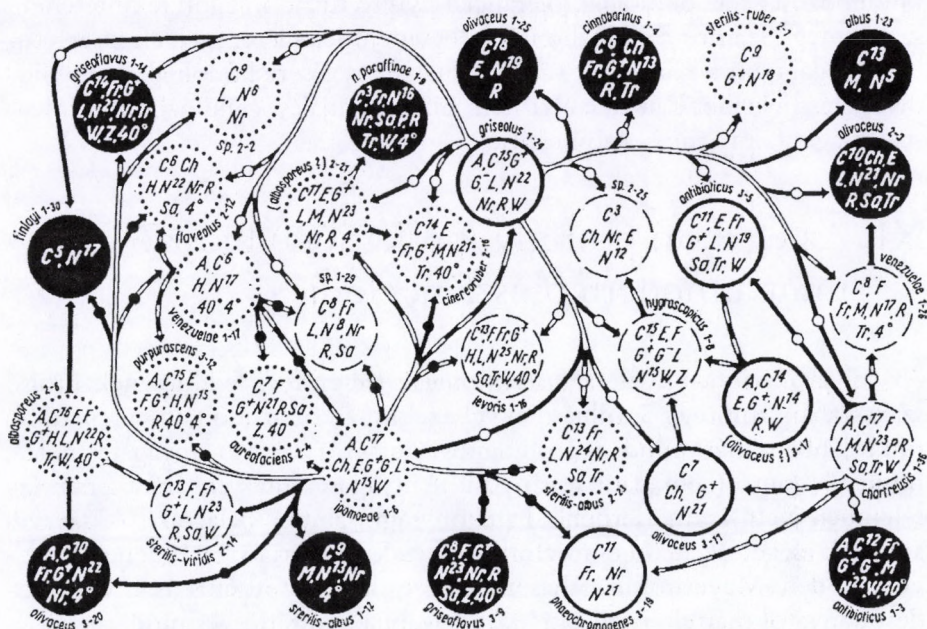
4. ábra

A szerves és szervetlen elektrondonoroknak és -akceptoroknak a mikrobák energianyeréséhez anyagcseretípusokként más-más kombinációkban felhasználható, sajátos, feltételezett aspektusa egy uránnal szennyezett talajmilióban. Közlebbit lásd a szövegben

glükóz oxigénnel történő elégetésével vagy bármiféle elektronakceptor hiányában annak fermentálásával; az acetát H_2S -t is fejlesztő elégetésével elemi kénnel; az ammónia oxigénnel nitráttá oxidálásával; a laktát szulfát-légzéssel történő hasznosításával; a H_2 -nek CO -val vagy CO_2 -vel végzett oxidálásával; a ferrovasnak oxigénnel ferrivé vagy a mangano-mangánnak manganivá oxidálásával; a H_2S -nek nitráttal mint elektronakceptorral szulfáttá oxidálásával; a kalkopiritnek egyidejűleg kupriszulfáttá és ferroszulfáttá, ill. az urano-uránnak uranivá oxidálásával stb. Mindezek kivitelezésére specializált baktériumokra van szükség, melyek általában a mindenütt jelenlevő inaktív, különféle biokémiai potenciálú sejtek tömegeiből szelektálódnak, és gyorsan aktiválódnak. A természetben azonban ezen energiaforrások kihasználása nem akármilyen sorrendben történik. *A sort az energetikailag leghatékonyabbak (a fenti esetben a glükózt oxigénnel légzők) kezdi, és a legkevésbé eredményesek (az elektronakceptorok hiányában szerves anyagokat fermentálók, ill. az anaerob kemolitotrófok) végzik.* E két véglet között a többi energiaforrás értékesítésére a közösségi anyagcserébe éppen belépni képes mikroba hatékonyságának mértéke szerint kerül sor, feltéve, hogy ha a helyi ökológiai viszonyokhoz már valamennyien közel azonos szinten adaptáltak. Az energiaforrások kihasználását mindig az oxigénes légzők kezdik, és ha az oxigén kimerül, úgy az anaerobok folytatják. Valóságos természeti törvényszerűség az, hogy amíg az energetikailag hatékonyabb mikroba dolgozhat, addig a kevésbé hatékony nem mozdulhat. Ki lehet azonban ezt a törvényt játszani is. Ha pl. a kevésbé hatékony jobban elviseli az urán nagy koncentrációit, akkor esetleg az energetikailag hatékonyabbat ki is szoríthatja. Mindenesetre a környezetvédők alapvető feladata, hogy kritikus esetekben (pl. kémiai szennyezések során) a talajok vagy vizek biokémiai dinamikáját az oxigénellátás növelésével az aerob légzők tevékenységének fokozása irányába mozgósítsák. Ezek ugyanis gyorsabban detoxifikálnak. Ezzel szemben az anaerob fermentálók környezetük toxicitását még növelni is képesek. Ha az anaerobitást nem szüntethető meg, legalább az anaerob légzőket mozgósítsuk, melyek a rothasztó fermentálókat háttérbe szorítják, és gátolják a toxicitásnövelést. Így pl. a folyami árvizek esetében a haszonnövények elárasztott talajában toxintermelő rothasztás (alacsony energetikai bevétellel járó fermentálás) következtében a növényi állomány pusztulása mindaddig nem következhet be, amíg ott (magasabb energiahozammal járó) anaerob nitrátlégzés folyhat (pl. a talajok egyébként jogosan károsnak minősített nitrátszennyezettsége esetén, ami paradox módon az árvíz alkalmával igencsak hasznosnak bizonyulhat).

X. A biokémiai funkciók hordozóinak redundanciája és diverzitása

A modern környezetvédelem egyik alapvető célkitűzése a természetben az élővilág biodiverzitásának, vagyis a meglévő fajok és változatok számának, a biológiai sokféleségnek a fenntartása. A biodiverzitás fogalmához azonban más megközelítéssel is élhetünk. Mégpedig úgy, hogy figyelmünk középpontjába a bioszféra működését és ennek stabilitását állítjuk. Az 5. ábra (Szabó, I. M.–Marton, M., 1966) egy Sopron közeli rendzinatalaj (Szabó, I. M., 1974; Szabó, I. M., Marton, M., Pártai, G., 1964) aktinomiceta-közösségének meghatározott időpontban észlelt faji aspektusát mutatja be. Az ábrán az egyes körök egy-egy fajt képviselnek. Ezen fajok izolált törzseinek közös biokémiai aktivitásait a körökön belül betűjelzésekkel tüntettük fel (lásd az ábramagyarázatot). A „Z” pl. a cellulózbontás képességét jelzi. Látható, hogy az előfordult fajok között cellulózbontásra több is képes volt (pl. *Str. aureofaciens*, a *Str. griseoflavus* változatai, *Str. hygrosopicus*). Az ábráról leolvasható, hogy ez a képesség a különböző fajok törzseiben más-más biokémiai aktivitásokkal és környezeti toleranciákkal társul. Ezek a kombinációk, ha a környezet (pH-ja, tápanyag-összetétele, hőmérséklete, sótartalma stb.) megváltozik, igen hasznosak lehetnek, minthogy akkor a cellulózbontás is már csak az új feltételek között folyhat, amihez viszont gyakran már másfajta cellulózbontók kellenek. Ilyenekre (ha van miből) a természetes szelekció válogat majd. Lényegében tehát ez esetben nem az a döntő, hogy mennyi legyen a különböző anyagcseretípusok (fajok) diverzitása, hanem az hogy egy meghatározott képességgel, a cellulózbontással rendelkező fajok redundanciája legyen nagy, vagyis a bizonyos szempontból vett azonosság sokszoros ismétlődésére van szükség. A természetben ugyanúgy, mint a kibernetikai automatáknál, meghibásodás esetén a funkcionális elemek kicserélhetősége más, de azonos funkciójúakkal az, ami biztosíthatja a működés stabilitását. Szemben azonban az automatákkal, a természetben az általános környezet is változhat (legtöbbször éppen ez okozhatja a meghibásodást), amikor a működés stabilizálásához olyan azonos funkciójú csereelemekre (fajokra) van szükség, melyeknél a kritikus funkció egyéb más, a megváltozott környezet tolerálását is biztosítókkal társul. Más szóval, valamely ökológiai rendszer működésének stabilitását egyrészt az egyes meghatározott funkciókra (pl. a cellulózbontásra) vonatkozó redundancia mértéke (pl. a cellulózbontó fajok száma), másrészt a kérdéses funkciókkal társuló egyéb más képességek diverzitása (pl. a cellulózbontó fajok nagymérvű



5. ábra

Streptomyces-anyagcseretípusok (fajok) alkotta mineralizációs közösség (Szabó-Martón, 1966)

egy mulleszerű rendszintalaj A horizontjában (Sopron). Minden kör egy fajt vagy változatot képvisel, bennük betűk és számok a fiziológiai képességekre utalnak.

A nyílrendszerek az antibiotikumot termelőktől a szenzitívek felé mutatnak. A fekete körök olyan fajokra utalnak, melyek e talaj más horizontjaiban jelen voltak ugyan, de a vizsgáltból hiányoztak. A pontozott körök ritka, a szaggatott vonalúak gyakori, míg a folytonosak domináns előfordulást jelölnek. A nyílrendszerben a harántsávok gyenge, a telt feketék erős antibiotikus aktivitást jeleznek. Kis karika a nyílakon gátlóanyag-termelésre utal glükózzal kiegészített talajban, míg a telt, kis, fekete kör gazdagítatlan steril talajban is. Betűjelzések:

A = anti-Streptomyces antibiotikum-termelés. C^x = 22 vizsgált C-forrás közül az értékesítették száma. Ch = klamidospóra-képzés. E = erős proteolitikus aktivitás. F = antifingális aktivitás.

Fr = A micélium nedves hőreiszteciája. Gram⁺ = gátlás Gram-pozitív baktériumokra.

G⁻ = gátlás Gram-negatívokra. H = hemolizin-termelés. L = lipolitikus aktivitás. M = melanoidpigment-termelés. Nx = 25 N-forrás közül a hasznosítottak száma. Nr = nitrátredukció. P = paraffinhasznosítás. R = rezisztencia antibiotikus hatásokkal szemben. Sa = fokozott sőtolerancia. Tr = fokozott szárazhő-rezisztencia. W = viaszhasznosítás. Z = cellulózbontás.

40 °C = növekedés 40 °C-on. 4 °C = növekedés 4 °C-on

különbözősége az ökológiai toleranciát nyújtó tulajdonságok tekintetében szabja meg. Számos cellulózbontó faj egyidejű jelenléte, melyek kísérő tulajdonságai nem a környezet változásainak elviselésére kódolnak, nagy biodiverzitást jelezhet bár, de azért nem biztosíthatják a cellulózbontás folyamatoságát (a működés stabilitását).

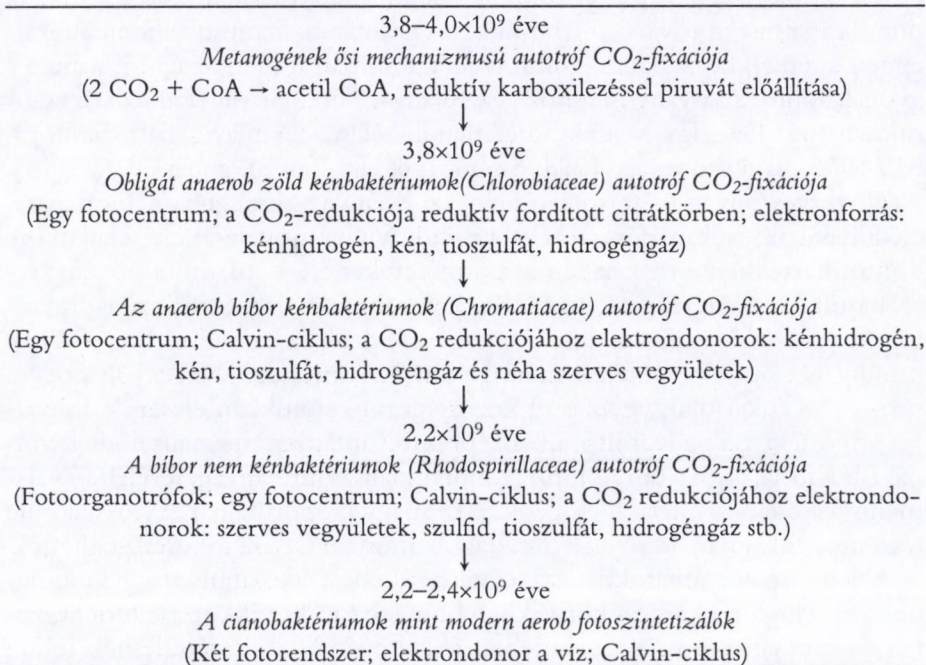
XI. Az egykori primitív (prokarióta) bioszféra mint a modern bioszféra elődje

Az ősi prokarióta-bioszféra (*a baktériumok bioszférája*) fejlődésének utolsó szakaszában, mintegy 2 milliárd évvel ezelőtt, a kor az idő tájt legfejlettebb mikrobáiban már mind a produkciós (autotróf szerves anyag-termelő), mind a lebontó (degradatív ásványosító) anyagcsereutak egyaránt a mai értelemben vett legmodernebb hatékonysági szinten haladtak. A szerves anyagok elégetése az ősi és foszforilációt csak szubsztrátszinten lehetővé tevő Embden–Mayerhof út, a hasonlóan ősi, de fordított és reduktív működési irányától már eltérített citrátkör, továbbá a nitrátlégzés modernizált és az oxigénhez mint terminális elektronakceptorhoz adaptált citokrom elektron-transzportláncának együvé kapcsolásával ment végbe. Lényegében később ez a hármas rendszer épült át és működik még ma is, hasonló hatékonysággal, a legmodernebb eukariótákban is. Ugyancsak erre a 2 milliárd évvel ezelőtti időszakra esik a vízmolekuláknak pigmentek segítségével felfogott fotonokkal energizált lízise is (6. táblázat) a specializált II-es fotorendszer révén. A víz fotolíziséből származó elektronokkal redukált-NADP-vel azután, a baktériumokban már nagyon korán kiépült Calvin-ciklust működtetve, az a fajta autotróf CO₂-redukció és energiagazdag redukált szervesanyag-előállítás volt megvalósítható, ami a mai modern növényekben is működik. Vagyis a Földön már 4 milliárd éve kialakult és egyedülként szelektálódott biokémiai sablon később igencsak fejlődőképességnek bizonyult anyagcsere-útvonalai eredetükben mélyen a korai bakteriális evolúcióhoz kötődnek. Egykoron más biokémiai sablonok is kezdeményeződtek, de azok vagy megsemmisültek, vagy teljesen elszigetelődtek (mint pl. a metanogének C-autotrófiája, az ősbaktériumok membránszerkezete, a halobaktériumok energiatermelése stb.)

A baktériumok révén megvalósult ősi és primitívnek tartott bioszférában tehát mind a közösségi, mind az idiobiológiai szinten kanalizált kémiai-elem-forgalom és energiaáramlás valójában már nagyon is modern

6. táblázat

Az autotróf baktériumok földtörténeti evolúciója az oxidatív légkör megjelenéséig



anyagcserepályákon haladt, és ezek kezdeményezték a máig is fennálló oxidatív légkört is. A baktériumok tehát nemcsak a magasabb rendű eukarióták első sejtjeinek (az őseukariótáknak) összeszereléséhez szolgáltatottak további 2 millió évig funkcióképes anyagcsereutakat, de e szervezetek továbbfejlődéséhez is megteremtették a jobb környezeti feltételeket.

XII. A pro- és eukarióták közös, mai modern bioszférája

A baktériumok ősi bioszférájának élővilága már a Föld bolygó létezésének első 2 milliárd éve alatt kialakította azt a globális ökológiai rendszert, melynek kémiai elem-forgalma és energiaáramoltatása, biokémiai mechanizmusait tekintve, akár a maival is egybevetethető. Mégis e korszak végén az akkor legfejlettebb már valódi (*eu*-), továbbá még ősi típusú (*archaikus*) baktériumok

anyagcsereútjainak mint építőelemeknek a felhasználásával egy minden korábbinál fejlődőképesebb, új sejtípus (az *eukarióta*) szerelődött össze. Bár a baktériumok evolúciója, a minimalizálódott sejt volumen keretein belül, mind a mai napig tovább folytatódik, mégis metabolizmusuk kibontakozása éppen e térbeli korlátozottságuk folytán elsősorban is nem az építő, hanem a gyors lebontó, az ásványosításhoz vezető anyagcsereutak diverzifikálására szorítkozhatott. Igaz, így is áttekinthetetlenül szélesre terebélyesedett (Szabó, I. M., 1956; Radwan et al., 1998; Szabó, I. et al., 2000; Barabás et al., 2001).

A szerves anyagok termelésének, az élőanyag-tömegek (a biomassza) előállításának, a bioszféra totális produktivitása növelésének feladatköre döntő mértékben a már hatalmas testméreteket elért *eukarióta* növényzetre hárult. A baktériumok (foto- és kemolitotróf-) autotróf szén-dioxid-fixációs és szervesanyag-termelő produktivitása a modern bioszférában mindig is csak jelentéktelen mérvű volt. Szó sincs azonban arról, hogy a pro- és az *eukarióták* egymástól közösségi funkciójukban élesen különülve, szigorúan csak a lebontó, ill. az építő folyamatokra specializálódtak volna. Eltekintve attól a tényről, hogy individuális szintű anyagcseréjében valamennyi élőlény szintetizál és leépít, e két nagy csoport tagjai egymást a Föld története folyamán a közösségi metabolizmusban is kölcsönösen segítették.

A lebontó folyamatokban az együttműködés, legalábbis nagy volumenekben, először a karbon korszakban bontakozott ki. Ekkor a kiterjedt, hatalmas mocsári erdők avarszintjében felhalmozódott és szénülésnek indult *eukarióta* holt szervesanyag-tömegek bakteriális degradációjának és ásványosításának meggyorsítására a lombkoronaszintben élt ízeltlábúak számos képviselője (ászákak, *Diplopodák*, légylárvák stb.) végleg az avarba telepedett és a szerves maradványok fizikai destrukciójára (felaprítására és a mikrobiális kémiai degradációhoz alkalmassá tételére) specializálódott. Mindamellet a szerves maradványok teljes mérvű mikrobiológiai lebontását jelző ún. mullképző talajdinamika csak a kréta korszakból visszamaradt fosszilis talajokban figyelhető meg. A modern bioszférában az ízeltlábúak és a férgek mikrobákkal alkotott mineralizációs közösségei (Szabó, I. M.–Marton, M., 1966, 1990, 1992; Dzingov et al., 1982; Szabó, I. M. et al., 1983; Ravasz et al., 1987; Chu et al., 1987; Hossein et al., 1988; Bodnár et al., 1990; Rashed et al., 1992) a kémiai elem-forgalom leghatékonyabb katalizátorai.

E két biológiai szervezettípus képviselőinek szoros együttműködése a szervesanyag-termelés közösségi funkcióiban is megtörtént. A prokarióta mikroorganizmusok a növények gyökérzóna-milióihez alkalmazkodva mindmáig jelentős szerepet játszanak a magasabb rendű autotróf *eukarióták* (a növényvilág) ásványi táplálkozásában (Szabó, I. M., 1974 stb.).

A Föld bolygó prokarióta mikroorganizmusainak szerepe kozmikus jelentőségű a modern bioszféra élőlényeiben ma generálisan működő egyetlen biokémiai sablon és annak kardinális fontosságú anyagcsere-útvonalai kifejlesztésében, a kémiai elemek 4 milliárd éves körforgalmának és az e forgalomhoz kötött energiaáramlás kanalizálásának fenntartásában, végső soron pedig az emberhez vezető evolúciós út szakadatlan működésének biztosításában.

XIII. Összefoglalás

A prokarióta mikroorganizmusok (baktériumok) több mint 4 milliárd éves földi evolúciójának általános tendenciái:

I. Az önálló (nem parazita) anyagcseréhez nélkülözhetetlenül szükséges valamennyi biokémiai sejtfunkciót hordozni képes és még kozmikus térségekben is maximális mobilitást lehetővé tevő legkisebb (kb. $1 \mu\text{m}^3$) lehetséges sejtvolume 4×10^9 évvel ezelőtt végbement szelekciója, majd annak 4 milliárd éven át változatlan mérettartása.

II. Az energiagazdálkodás hatékonyságának milliárd éveken át nyomon követhető fokozódásával párosuló, de mindvégig egyugyanazon biokémiai sablon variációira alapuló, széles körű ökofiziológiai differenciálódás. A valaha is megjelent de az alapsablontól gyökeresen eltérő, újszerű vagy idegen biokémiai sablonok folyamatos megsémmisítése vagy elszigetelése.

III. A szerves anyagok ásványosításának, a Föld-felszín valamennyi régiójára kiterjedő és a lehető legszélesebb körű biokémiai lebontókapacitással jellemezhető állandó ellenőrzése. Eredmény: a) A holt szerves anyagokban zárt kémiai elemeknek a mindenkori körülmények között biológiailag lehetséges maximális sebességű visszacsatolása a producens szintre; b) a szervesanyag-termelés (produkció) lehető legmagasabb szinten tartása; c) a geokémiai szénülés visszaszorítása.

IV. A Föld különböző geológiai korszakainak eltérő öskörnyezeti-geobiokémiai viszonyai között létrejött és azokhoz alkalmazkodott rendkívül régi baktérium-anyagcseretípusok (élő kövületek) napjainkig tartó folyamatos túlélése. Ez magyarázza a modern bioszféra kémiai környezetkárosítások iránti fokozott toleranciáját.

V. Az oxidatív légkör kialakulását követően, 2 milliárd éven át, a baktériumok nélkülözhetetlen hozzájárulása, koordinatív alkalmazkodással, az eukariótákkal kiegészült és a továbbra is az egyetlen biokémiai sablont képviselő bioszféra anyag- és energiaforgalmi evolúciójához és az ember megjelenéséhez.

XIV. Irodalom

- Barabás, Gy., Vargha, Gy., Szabó, I. M., Penyige, A., Damjanovich, S., Szöllősi, J., Matko, J., Tadashi Hirano, Matyus, A., Szabó, I.: n-Alkane uptake and utilisation by *Streptomyces* strains. *Antonie van Leeuwenhoek*, 2001, 79, 269–276.
- Barrow, J. D., Silk, J.: The structure of the early Universe. *Sci. Amer.* 1980, 242, 98–108.
- Bodnár, G., Szabó, I. M., Zicsi, A.: Untersuchungen über die intestinalen Actinomyceten-Gemeinschaften von *Mesoniscus graniger* Friv. (Isopoda). *Memoires de Biospéologie*, 1990, XVII, 141–146.
- Chu, T. L., Szabó, I. M., Szabó, I.: Nocardioform gut actinomycetes of *Glomeris hexasticha* Brandt (Diplopoda). *Biol. Fert. Soils*, 1987, 3, 113–116.
- Dzingov, A., Márialigeti, K., Jáger, K., Contreras, E., Kondics, L., Szabó, I. M.: Studies on the microflora of Millipedes (Diplopoda). I., *Pedobiologia*, 1982, 24, 1–7.
- Erdélyi M.: *The hydrogeology of the Hungarian upper Danube section (before and after damming the river)*. Hungarian Natural History Museum, Pars Ltd., Dabas–Budapest, 1994, 1–115.
- Glatz F.: A természettörténet. Javaslat egy új kutatási irány önmeghatározására. *História*, 2002, 5–6, 3–4.
- Hosseini, E. A., Ravasz, K., Zicsi, A., Contreras, E., Szabó, I. M.: Über das Vorkommen und die Bedeutung von Nocardioform Actinomyceten im Darm von Regenwürmern. In Veeresh, G. K. et al. (Eds.): *Advances in Management and conservation of soil fauna*. Oxford and IBH Publ. Co., New Delhi–Bombay–Calcutta, 1988, 585–590.
- Kótai L.: Kémiai beavatkozás a tiszai cianidkatasztrófa esetén – lehetőség vagy zsákutca? *Magyar Kémikusok Lapja*, 2000, 55, 12, 453–457.
- Radwan, S. S., Barabás, Gy., Sorkhoh, N. A., Damjanovich, S., Szabó, I., Szöllősi, J., Matko, J., Penyige, A., Hirano, T., Szabó, I. M.: Hydrocarbon uptake by *Streptomyces*. *FEMS Microbiol. Lett.* 1998, 169, 87–94.
- Rashed, H. A., Szabó, I. M., Dózsa-Farkas, K.: On the composition of the intestinal microbiota of *Fridericia hegemon* (Enchytraeidae). *Soil Biol. Biochem.*, 1992, 24, 1291–1294.
- Ravasz, K., Zicsi, A., Contreras, E., Szabó, I. M.: Comparative bacteriological analyses of the faecal matter of different earthworm species. In Bonvicini Pagliai, A. M., Omodeo, P. (Eds.): *On Earthworms*. Selected Symposia and Monographs U. Z. I. 2. Mucchi, Modena, 1987, 389–399.
- Szabó, I., Benedek, Á., Szabó, I. M., Barabás, Gy.: Feather degradation with a thermotolerant *Streptomyces graminofaciens* strain. *World Journ. Microbiol. Biotechn.*, 2000, 16, 253–255.
- Szabó, I. M.: Antibiotika erzeugende Actinomyceten in Böden Ungarns. *Die Naturwissenschaften*, 1956, 43, 14, 330.
- Szabó, I. M.: *Microbial communities in a forest-rensina ecosystem*. Acad. Publisher, Budapest, 1974, 1–415.

- Szabó I. M.: A Bős-Nagymarosi vízlépcsőrendszer várható hatása a Duna vizének és a térség talajvizeinek minőségére. *Magyar Tudomány*, 1990, XCVII (XXXV), 930–938.
- Szabó I. M.: A nagymarosi vízlépcső valószínűsített hatása a Duna mikrobiológiai-bio-kémiai dinamikájára és a folyami nyersvíz minőségére. Csanády Mihály, Várday Nándor és Császár József hozzászólásaival. *Hidrológiai Közlemény*, 1991, 71, 133–146.
- Szabó I. M.: *Az általános talajtan biológiai alapjai*, 2. kiadás. Magyar Mezőg. Kiadó Kft., Budapest, 1992, 1–373.
- Szabó I. M.: Hozzászólások. A Tisza ökológiai rendszerének helyreállítása a kémiai katasztrófa után. MTA-vitaülés. *Budapesti Közegészségügy (ANTSZ)*, 2000, XXXII, 3: 258, 269, 273, 282, 292, 300, 306, 321.
- Szabó I. M.: A bioszféra mikrobiológiája. Akad. Kiadó, Budapest, I. köt., 4. kiadás, 2005, 1–694; II. köt. 2. kiadás, 1998, 695–1556; III. köt. 1557–2476., IV. köt. 1. kiadás, 1998, 1–932.
- Szabó, I. M., Jáger, K., Contreras, E., Márialigeti, K., Dzingov, A., Barabás, Gy., Pobožny, M.: Composition and properties of the external and internal microflora of millipedes (Diplopoda). In Lebrun, Ph. et al. (Eds.): *New trends in soil biology*. Dieu-Brichart, Ottignies-Louvain-la-Neuve, Belgium, 1983, 197–206.
- Szabó, I. M., Marton, M.: Problem of absolute and relative specificity of intestinal microfloras based on investigations on *Bibio marci* (Diptera) larvae. *Nature* (London), 1966, 209 (5019), 221–222.
- Szabó, I. M., Marton, M.: Selection and succession of microbial associations in different soil types, on the root surface of plants and in the intestine of soil animals. *Annales de l'Institut Pasteur*, 1966, 111, 178–196.
- Szabó, I. M., Marton, M., Pártai, G.: Micro-milieu studies in the A-horizon of a mull-like rendsina. In A. Jongerius (Ed.): *Soil Micromorphology*. Elsevier Publ. Co. Amsterdam, 1964, 33–45.
- Szabó, I. M., Nasser, E. A., Striganova, B., Rakhmo, Y. R., Jáger, K., Heydrich, M.: Interactions among Millipedes (Diplopoda) and their intestinal bacteria. *Ber. nat.-med. Verein Innsbruck*, 1992, Suppl. 10, 289–296.
- Szabó, I. M., Prauser, H., Bodnar, G., Chu Thi Loc, Ravasz, K., Hossein, E. A., Márialigeti, K.: The indigenous intestinal bacteria of soil arthropods and worms. In Lesel, R. (Ed.): *Microbiology in poecilotherms*. Elsevier Publ. Co., Amsterdam, 1990, 109–118.
- Szebényi I.: A tiszai cianidszennyezés tanulságai egy vegyészmérnök szemével. *Mérnök Újság*, 2001. március, 16.

Szikura József

AZ MTA KÜLSŐ TAGJA

A NÖVÉNYHONOSÍTÁS JELENTŐSÉGE A MÚLTBAN, NAPJAINKBAN ÉS A JÖVŐBEN

Elhangzott 2002. május 10-én

A növényhonosítást (domesticatio) még sok más szakkifejezéssel is jelölik, mint akklimatizáció, adaptáció, introdukció, kultúrába vonás, telepítés stb. Látjuk, hogy a szakkifejezések különbözők, de a cél azonos: gazdagítani egy ország vagy egy adott terület növényi erőforrását egy új, jobb és nagyobb hozamú, betegséggel, kártevőkkel, szárazsággal, vagy faggyal szemben nagyobb ellenálló vagy tűrőképességű fajjal, illetve fajtával.

Ez a probléma nem mai, majdnem olyan idős, mint az emberiség. Matolcsi János (1975) könyvében olvassuk, hogy „a domesztikáció az emberiség történetében a legjelentősebb és legsikeresebb események egyike”. Egyes szerzők azt állítják, hogy egy faj kultúrába vonása oly jelentőségű, mint a jelenkor technikai forradalma.

A botanika atyja, a svéd Carolus Linné saját fontossága szerint értékelte ezt a tevékenységet, amikor 1764. augusztus 12-én levélben fordult tanítványához, Laxman Erikhez, aki lelkipásztor volt Barnaulban, a Kolivan-Voszkreszenszky-bányákban. Levelében így ír: „A szibériai növényekből alig van néhány száz a kertemben [Uppsalában]. A más származásúak nem növekednek oly jól, mint ezek. Az angolok és a franciák az észak-amerikai fákkal és cserjékkel szinte mennyországgá varázsolják kertjeiket és váraikat, de nálunk ezek az észak-amerikai növények nem alkalmazkodnak [éghajlatunkhoz], és ritka eset, amikor virágzanak, vagy termést hoznak. A szibé-

riaiak új pompát hoznának kertjeinkbe, és ön, Uram, velük díszíthetné házánkat, és ezáltal az Ön neve halhatatlanná válna az utókorban.”

Valóban, a növényhonosításnak nagy jelentősége van az emberiség élelmiszer-, gyógyszer- és egyes iparágainak nyersanyagellátásában. Akkor tudjuk csak igazán *értékelni* a növényhonosítás jelentőségét, ha végiggondoljuk, mit tennénk ma, ha nem lenne búza és egyéb gabona, alma, dió, szőlő, paprika, hagyma, paradicsom, nem lenne textil- és gyógyszeripar és még sok más, amely nélkül életünket ma már el se tudjuk képzelni. Egyes növénykultúrák – mint például a hagyma, paprika, dohány – nagy szerepet játszanak egy-egy ország *gazdaságában*.

Egyértelmű, hogy először a világ több táján a helybeli fajokat vonták művelésbe, egymástól függetlenül, és ez a helyzet több ezer éven át állandósult, egészen addig, ameddig meg nem kezdődtek a nagy felfedező és kereskedelmi utazások, katonai hadjáratok, majd sokkal később a tudományos felfedező és kutató-gyűjtő expedíciók.

Úgy tartják, hogy az ember egy időben kezdett bele az állatok és a növények háziasításába. Ez az esemény az újkőkorszakban (neolitikumban) történt meg, kb. 10 000 évvel ezelőtt. Tehát a növényhonosítás hosszú utat tett meg napjainkig, nagyjából egy időben az Ó- és az Újvilágban. Mégis, a földművelés legrégebbi nyomai Elő-Ázsiában észlelhetők, 10 000–8500 évvel ezelőtt, és valamivel később a Nílus völgyében – 7000–5500 évvel ezelőtt. Érthető, hogy kezdetben csak kimondottan a helyi fajokat vonták művelésbe, ezért a növénylista nem volt túl terjedelmes, és csak a helybéli fajokat képviselte. Ez a fajkészlet több ezer éven át állandó volt. Például a művelésbe vont rizs, gyapot, tea, őszibarack stb. sok ezer éven keresztül ismeretlen volt Európa területén. És fordítva, Európában a kultúrába vont búza, gabona, árpa, zab stb. ismeretlen volt Észak-Amerika területein, egészen a 16. századig.

A kalászosok, a hüvelyesek, az olaj- és főzeléknövények, a zöldségfélék, a kábabtermésűek, az ipari növények, a gyümölcsök és a csonthéjasok a legősibb kultúrnövényekhez tartoznak. Alphonse De Candolle (1885), N. I. Vavilov (1966) és P. M. Zsukovszkij (1976) szerint a gabonafélék kb. a Kr. e. 7. évezredből, Elő-Ázsiából származnak, kivéve a rizst, amely kínai származású, és a kukoricát, amely Közép-Amerikából ered. A búza és árpa ősi kultúrák. Viszonylag fiatalabb a zab, amely előzőleg gyomnövényként nőtt a búzátáblákban, és Európában csak a Kr. e. 1. évezred végén honosodott meg (1. táblázat).

A növényhonosításban világszerte igen nagy szerepet játszottak a múltban és játszanak ma is a botanikus kertek. Ennélfogva a növényhonosítás

1. táblázat

A haszonnövények elsődleges keletkezési gócpontjainak (dőlő) idő szerinti sorrendje az Ó- és az Újvilágban

Sor- sz.	Növényi kultúrák	Kr. e.								
		évezredek								
		7.	6.	5.	4.	3.	2.	1. századok		
								10–8.	7–4.	1–3
1. Búza	<i>Elő-Ázsia</i>		Közép-Ázsia	Európa						
2. Gabona								<i>Kaukázuson túli terület</i>	Európa	
3. Rizs				<i>Kína</i>	Japán, India				Görögország	
4. Kukorica					<i>Közép-Amerika</i>					
5. Árpa	<i>Elő-Ázsia</i>		Görögország, Olaszország	Ukrajna						
6. Zab									Európa	
7. Köles			Közép-Ázsia	Ukrajna		Kína, Európa, Elő-Ázsia				
8. Zöld mohar					<i>Kína</i>	<i>Európa</i>				
9. Zöldborsó		<i>Kaukázuson túli terület</i>	Közép-Ázsia	Európa						
10. Lóbab					<i>Elő-Ázsia</i>	Európa				
11. Lencse			Elő-Ázsia	Európa						
12. Bab (paszuly)					<i>Dél-Amerika</i>	Indonézia, Indokína			Görögország, Róma	
13. Szezám			<i>India</i>	Mezopotámia		Egyiptom				
14. Ricinus					<i>Egyiptom</i>	Elő-Ázsia	India, Európa			
15. Napraforgó										
16. Fokhagyma						<i>Közép-Ázsia</i>	Elő-Ázsia		Görögország, Róma	

Sor- sz.	Növényi kultúrák	Kr. e.									
		évezredek									
		7.	6.	5.	4.	3.	2.		1. századok		
									10–8.	7–4.	1–3
17.	Vöröshagyma					<i>Közép-Ázsia</i>	Egyiptom			Görögország, Róma	
18.	Retek					<i>Elő-Ázsia</i>	Egyiptom	<i>Kína</i>		Görögország, Róma	
19.	Uborka					India	Egyiptom	<i>Kína</i>		Görögország, Róma	
20.	Paradicsom	<i>Dél-Amerika</i>									
21.	Sütőtök			<i>Dél-Amerika</i>							
22.	Főzeléktök			<i>Mexikó</i>							
23.	Görögdinnye								<i>Egyiptom, India</i>		
24.	Sárgadinnye					<i>Közép-Ázsia</i>	<i>Elő-Ázsia</i>				
25.	Burgonya				<i>Dél-Amerika</i>						
26.	Sárgarépa										
27.	Kerti saláta				<i>Egyiptom</i>					Európa	
28.	Káposzta				<i>Kelet-Ázsia, Elő-Ázsia</i>					Görögország, Róma	
29.	Len			<i>Egyiptom</i>	<i>Elő-Ázsia</i>	<i>Európa</i>					
30.	Kender							<i>India</i>		Kelet-Európa, Olaszország	
31.	Gyapot										
32.	Cukorrépa										

Sor- sz.	Növényi kultúrák	Kr. e.								
		évezredek								
		7.	6.	5.	4.	3.	2.	1. századok		
								10–8.	7–4.	1–3
33.	Dohány						Mexikó			
34.	Datolya	<i>Elő-Ázsia</i>								
35.	Füge			<i>Kis-Ázsia</i>	<i>Elő-Ázsia</i>	<i>Közép-Ázsia, Észak-Afrika</i>		<i>Görögország, Róma</i>		
36.	Gránátalma			<i>Elő-Ázsia, Közép-Ázsia</i>						
37.	Szőlő			<i>Elő-Ázsia</i>	Babilon, Egyiptom, Kelet-Európa	<i>Görögország, Róma</i>		<i>Gallia</i>		
38.	Alma				<i>Ázsia, Európa</i>					
39.	Körte				<i>Ázsia</i>		<i>Görögország</i>	<i>Róma</i>		<i>Nyugat- Európa</i>
40.	Szilva				<i>Kaukázus, Kelet-Európa</i>	<i>Asszíria</i>			<i>Görögország</i>	<i>Róma</i>
41.	Sárgabarack,				<i>Kína,</i>				<i>Görögország,</i>	
	kajszibarack				<i>Kelet-Európa</i>	<i>Asszíria</i>		<i>Kis-Ázsia</i>	<i>Róma</i>	
42.	Őszibarack				<i>Kína,</i>	<i>Asszíria</i>		<i>Kis-Ázsia</i>	<i>Görögország,</i>	
					<i>Kelet-Európa</i>			<i>Róma</i>		
43.	Meggy					<i>Kis-Ázsia</i>				<i>Róma</i>
44.	Birs						<i>Kaukázus</i>	<i>Kis-Ázsia</i>	<i>Görögország,</i>	<i>Róma</i>
45.	Közönséges dió					<i>Közép-Ázsia</i>			<i>Görögország</i>	<i>Nyugat- Európa</i>

Sor- sz.	Növényi kultúrák	Kr. e.						
		évezredek						
		7.	6.	5.	4.	3.	2.	1. századok
								10–8. 7–4. 1–3
46.	Masztixfa (pisztácia)						<i>Elő-Ázsia</i>	Görögország
47.	Mandula					<i>Elő-Ázsia</i>	Kína	Görögország Róma
48.	Citrom							<i>Délkelet- Ázsia</i>
49.	Narancs					<i>Kína</i>		
50.	Banán	<i>Dél-Ázsia</i>						
51.	Ananász							<i>Dél-Amerika</i>
52.	Kávé							
53.	Földimogyoró						<i>Dél-Amerika</i>	
54.	Kerti szamóca							
55.	Málna							
56.	Szeder							
57.	Ribizli							
58.	Egres							
59.	Berkenye							<i>Görögország</i>

Sorsz.	Növényi kultúrák	Kr. u. évszázadok							
		1–4	5–14	15	16	17	18	19	20
1.	Búza					Észak-Amerika			
2.	Gabona								
3.	Rizs					Dél-Amerika	Észak-Amerika		
4.	Kukorica			Európa	Ázsia				
5.	Árpa								
6.	Zab						Észak-Amerika		
7.	Köles	Ukrajna							
8.	Zöld mohar								
9.	Zöldborsó								
10.	Lóbab						Észak-Amerika		
11.	Lencse						Észak-Amerika		
12.	Bab (paszuly)								
13.	Szezám								
14.	Ricinus								
15.	Napraforgó								
16.	Fokhagyma				Európa	Észak-Amerika			
17.	Vöröshagyma						Észak-Amerika		
18.	Retek		Közép-Európa					Észak-Amerika	
19.	Uborka						Észak-Amerika		
20.	Paradicsom						Észak-Amerika		
21.	Süttőtök				Európa		Észak-Amerika		
22.	Főzeléktök				Európa				

Sorsz.	Növényi kultúrák	Kr. u. évszázadok							
		1–4	5–14	15	16	17	18	19	20
23.	Görögdinnye				<i>Európa</i>				
24.	Sárgadinnye		Közép-Ázsia, Európa				Észak-Amerika		
25.	Burgonya	<i>Európa</i>					Észak-Amerika		
26.	Sárgarépa				<i>Európa</i>		Észak-Amerika		
27.	Kerti saláta	<i>Afganisztán</i>	<i>Európa</i>				Észak-Amerika		
28.	Káposzta						Észak-Amerika		
29.	Len						Észak-Amerika		
30.	Kender						Észak-Amerika		
31.	Gyapot						Észak-Amerika		
32.	Cukorrépa								
33.	Dohány		<i>Európa</i>				Észak-Amerika		
34.	Datolya				<i>Európa</i>		Észak-Amerika		
35.	Füge		<i>Európa</i>					Észak-Amerika	
36.	Gránátalma				Észak-Amerika				
37.	Szőlő							Észak-Amerika	
38.	Alma		<i>Közép-Európa</i>						
39.	Körte							Észak-Európa	
40.	Szilva							Észak-Amerika	
41.	Sárgabarack, kajszibarack							Észak-Amerika	
42.	Őszibarack								

Sorsz.	Növényi kultúrák	Kr. u. évszázadok								
		1–4	5–14	15	16	17	18	19	20	
43.	Meggy									
44.	Birs	Nyugat-Európa							Észak-Amerika	
45.	Közönséges dió								Észak-Amerika	
46.	Masztixfa (pisztácia)								Észak-Amerika	
47.	Mandula								Észak-Amerika	
48.	Citrom		Nyugat-Európa							Észak-Amerika
49.	Narancs		Elő-Ázsia	Európa					Észak-Amerika	
50.	Banán		Elő-Ázsia		Európa					
51.	Ananász	Dél-Amerika								
52.	Kávé				India, Indonézia					
53.	Földimogyoró		Arábia				Jáva, Ceylon	Dél-Amerika		
54.	Kerti szamóca		Franciaország		Kína, Afrika	Kelet-Európa				
55.	Szeder		Európa							
56.	Málna		Kelet-Európa							
57.	Ribizli		Európa							
58.	Egres		Nyugat-Európa							
59.	Berkenye		Kelet-Európa				Észak-Amerika			

története szorosan kapcsolódik a botanikus kertek történetéhez. Nem mindig lehet azonban pontosan meghatározni azt az időpontot, amikor a növénykedvelők hozzáfogtak a figyelmüket felkeltő, érdekes növények gyűjtögetéséhez és elkülöníteni attól az időponttól, amikor már megkezdődtek a célirányos növényhonosítási kísérletek.

A botanikus kertek legrégebbi feladata: az élő növénygyűjtemények létesítése és a növényvilág sokféleségének bemutatása, ismertetése. Itt kell megjegyezni, hogy a botanikának több ágazata, mint például a florisztika, rendszertan, citológia és embriológia, a növényföldrajz stb., kimondottan a botanikus kertekben fejlődött ki. Ezért nyugodtan állíthatjuk, hogy a botanikának mint tudománynak a botanikus kertek a bölcsője.

Eleinte a kertekben (amelyek kezdetben még nem voltak igazi, a mai értelemben vett botanikus kertek) gyógy- és fűszernövény-gyűjteményeket létesítettek, szándékosan egy helyre gyűjtve össze őket, mert így könnyebben tudták alkalmazni ezeket a növényeket a gyógyászatban, a szakáscművészetben és a gyakorlati élet egyéb helyein. Ebben az időben helyezik a patikákat a fűvészkertekbe, mert így kizárták a gyógynövények hamisításának lehetőségeit. Majd később ezek a fűvészkertek az oktatásban tesznek szert nagy jelentőségre, és ez a szerepük a mai napig is tart. A botanikus kertek következő feladata (mert már ebben az időben megkezdődnek a felfedező expedíciók, katonai hadjáratok) az új növények tanulmányozása, felhasználási lehetőségei, szaporítása és terjesztése. Például ilyenek voltak a London mellett fekvő Kew Gardens és az amszterdami botanikus kertek. Csak jóval később kezdenek foglalkozni a botanikus kertekben kísérleti botanikával. Napjainkban a botanikus kertek további fontos feladatára tettek szert: a természetes (spontán) flórák génállományának és a növényvilág sokféleségének – a biodiverzitásnak – feltárására és megvédésére.

A növényhonosítás Európa botanikus kertjeiben (korai időszak)

A botanika atyjának a görög orvost, Theresziosz Theophrasztoszt tekintjük (Kr. e. 371–287), aki a kertjében számos növényfajta termesztett, többek között szellőrózsákat (*Anemone*), sáfrányokat (*Crocus*), gyöngyikeket (*Muscari*), jácintokat (*Hyacinthus*), csillagvirágokat (*Scilla*), kardvirágokat (*Gladiolus*) és boglárkákat (*Ranunculus*).

Ezután nagy időbeli szakadék következik, mert, egészen a Kr. u. 4. századig, nincsenek adatok hasonló kitűnő növénygyűjteményről. Bizonyára ebben az időszakban is léteztek kertek, amelyekben gyógy- és élelmezési növények gyűjteményei voltak. Kimondottan ilyenek voltak a kolostorkertek, amelyekről már vannak adatok a Kr. u. 4. századból. A 8. században a spanyolországi Kordovában az arab emirátus létesített egy kertet, amelyben a híres arab orvos, Ibn Szína tevékenykedett. Zsukovszkij (1970) szerint ebből a kertből terjedt el Délnyugat-Európa területére az olajfa, a mandulafa és a lucerna (*Medicago*). A kolostorkertekről csak szűkös adataink vannak.

Az európai kertek egyike, mely nem volt kolostori tulajdon, bizonyára a prágai Hortus Angelicus (14. század), amelyet alapítójáról, az olasz Angelo patikusról neveztek el.

Az egyetemi botanikus kerteket csak a 14. század első felében kezdték létrehozni. Egymás után jelennek meg a lipcsei (1542), a pisai (1543), a páduai és firenzei (1545), a római (1560) kertek és még sok másik.

Később a botanikus kertek egész sora nyílik meg Nyugat-Európában: 1587-ben Leydenben, 1598-ban Madridban, 1621-ben Oxfordban, 1657-ben Uppsalában.

A 17. század végén a növényhonosítás központja Olaszországból áthelyeződik az osztrákokhoz, Bécsbe és a franciákhoz, Versailles-ba.

1560 és 1620 között Európa kertjeiben megjelennek a különféle hagymás növények: a tulipán, a jácint, a nárcisz, a szellőrózsa (*Anemone*), a csilagvirág (*Scilla*), a gyöngyike (*Muscari*), a császárkorona (*Fritillaria imperialis*), a liliomok, a nősziromok (*Iris*) és az ázsiai boglárka (*Ranunculus asiaticus*). 1554-ben O. De Busbecq osztrák követ, Konstantinápolyból küldi Bécsbe az első tulipánküldeményt. Ezeket a növényeket írja le később a svájci botanikus Gesner, amelyeket majd Linné Gesner-tulipánnak nevez el (*Tulipa gesneriana* L.). De Busbecq kezdi el honosítani Kelet díszcserjéit is, így Mattiholusnak küldi az orgona (*Syringa vulgaris*) példányait. 1562-ben Konstantinápolyból ugyanezt a fajt elküldik a bécsi botanikus kertnek is.

Az amerikai növények honosítása Európában

Az első amerikai növények Spanyolországon keresztül jutottak el Európába. Már 1542-ben termesztik itt a kukoricát. Majd megjelenik a paprika (*Capsicum annuum*), a napraforgó (*Helianthus annuus*), a kapadohány (*Nicotiana rustica*) és a közönséges dohány (*Nicotiana tabacum*) is. Ebben az időben

hozták be a paradicsomot is (*Solanum lycopersicum*), amelyek között már akkor voltak piros, sárga és bordó termésűek.

A akácát (*Robinia pseud-acacia* L.), amelyet Linné J. Robinról nevezett el, Robin kapta Angliából J. Tradescant-tól mag vagy csemete formájában. Az a példány, melyet J. Robin 1636-ban ültetett el a királyi kertben, egészen az 1950-es évekig létezett.

A 16. században Angliában az oxfordi egyetemi kerten kívül sok magánkert keletkezett, amelyek közül többen is jelentős nyomot hagytak a növényhonosítás történetében. Így például J. Gerard kertje Holbornban. Az 1596-ban készült növénylista – amely bizonyára az első cserelista volt a világon! – már 1030 növénynevet sorolt fel. W. Turnernek, „az angol botanika atyjának” kertjében (Kew) a 16. század közepén először kerültek betelepítésre a babér (*Laurus nobilis*), a jázmin (*Jasminum officinale*), a dió (*Juglans regia*), valamint a szuhar (*Cistus*), a rekettye (*Genista*) és az oroszlán-száj (*Antirrhinum*) nemzetségek fajai. Szintén értékes kert volt J. Parkinson patikus kertje a 17. század kezdetén.

Minden tekintetben érdekes volt J. Tradescant kertje, amelyet London elővárosában, Lambetben alapított. Tradescant sokat utazott Európa-szerre: Franciaországban, Hollandiában, a Földközi-tenger vidékén, az angol küldöttséggel még Oroszországban is járt (1618), onnan hozott be kertjébe néhány rózsafajt, a ribizlit stb. Kertjének növénylistája 1634-ben már 768 fajt tartalmazott.

Londoni püspökének, H. Comptonnak fulhami kertjében sok észak-amerikai faj volt, amelyeket egy walesi képviselő, J. Banister küldött alkalmanként a püspöknek, közöttük olyan különlegességeket, mint a *Styrax benzoin*, *Magnolia virginiana*, *Crataegus coccinea*, *Cornus amomum*, *Acer negundo*, *Physocarpus opulifolius*, *Rhus copallina*, *Menispermum canadense*, *Quercus coccinea*, *Ostrya virginiana*, *Abies balsamea*, *Gleditschia triacanthos*.

Az Oxfordi Egyetem botanikus kertjében 1648-ban mintegy 1600 fajt tartottak nyilván, közöttük szinten sok észak-amerikai származású növényt.

A második időszakban, amelyet 1694–1768 közé teszünk, főként fákat és cserjéket hoznak be Angliába, amelyeknek java része P. Collinson kertjébe kerül.

A harmadik időszak a 19. század első felére esik. Ekkor már nem Virginiát látogatják a botanikusok, utazók és növénykedvelők, hanem a nyugati partvidéket – a mai Brit Columbiától Kaliforniáig. A csendes-óceáni vidék, Észa-Amerika pacifikus régiója igen fajgazdagnak bizonyult, és az innen származó fajok alkalmazkodóképesek voltak Európa számos országában, különösen Dél- és Nyugat-Európában.

1810 és 1811 között T. Nuttal és J. Bradbury a Missouri folyó felső folyása vidékére vezettek gyűjtőutat. A behozott növények között a legérdekesebbek: a *Yucca glauca*, néhány *Oenothera* faj, közöttük az *Oe. missouriensis*, és néhány *Penstemon* faj volt.

1850-ben a skót J. Jeffrey látogatott Kaliforniába, ahol kb. 100 fajt gyűjtött, közöttük: a piros virágú *Delphinium cardinalé*, *Dodecatheon jeffreyi*t és a *Camassia leichtlinii*t.

Az afrikai növények honosítása

1609-ben Spanyolország elismeri Hollandia függetlenséget, és ezzel Hollandia tengeri hatalomként Spanyolország és Portugália fő konkurensévé válik. 1652-ben megépítik az első dél-afrikai kikötőt, Fokváros (Keyptan, ma: Capetown) kikötőjét. Ez lehetőséget nyújtott Hollandiának arra, hogy megszilárdítsa hatalmát, és megszervezze a dél-afrikai gyarmatot. Ezen a vidéken rendkívül gazdag flóra volt, és ez alapul szolgált arra, hogy Hollandiában igen gazdag paleotrópusi növénygyűjteményt hozzanak létre, különösen az amszterdami és a leideni botanikus kertekben.

Hollandia ebben az időben nemcsak a botanikus kertekről híres, hanem gazdag könyvtáiról is. Nem véletlen, hogy 1735–1737 között Linné itt dolgozta fel egy amatőr zoológus-botanikus, G. Clifford gazdag gyűjteményeit.

Ma már határozottan állíthatjuk, hogy Hollandia gazdag honosított növénygyűjteményei ösztönözték Linnét növényrendszertana megalkotására, hiszen itt, Hollandiában fejezte be és adta ki két alapmunkáját, a *Systema naturae*t és a *Genera plantarum*ot.

Természetesen a dél-afrikai növények termesztéséhez megfelelő körülmények kellettek, mert míg nyáron a növényeket a szabadban lehetett tartani, a téli hónapokra már más körülményeket kellett biztosítani. Európában már a 16. században létesítettek telelésre alkalmas épületeket. Az első üvegházat 1599-ben építették a leideni botanikus kertben. A 17. században az oxfordi botanikus kertben készítettek nagyméretű üvegházat.

Igen híres volt a cheslyi botanikus kert, amelynek Ph. Miller volt a kertésze 1722–1771 között. Miller kezén keresztül jutottak el a behozott növények nemcsak Angliába, de egész Európába is. Miller annyira jól ismerte a kertekben termesztett egzotikus növényeket, hogy megírta az első kertészeti szótárt, a *Gardener's Dictionary*t, amely 25 kiadást ért meg.

Külön kell megemlíteni a kew-i botanikus kert honosítási tevékenységét. 1759-ben egyesítik a két királyi szórakoztatókertet, a Kew-t London környékén és Richmondban. A kert új igazgatója, W. Aiton, az egyesített kerteket tudományos intézetté szervezi át, ahol már tervszerű növényhonosítási programot hajtanak végre. Elsősorban az angol gyarmatbirodalomból, különösen Indiából szállítanak növényeket a kertbe. Harminc év elteltével Aiton kiadja a kert első növényjegyzékét, melyben 5500 fajt sorolt fel, bemutatva a faj eredetét (hazáját) és a termesztési sajátosságait.

Az Óvilágból és Ausztráliából származó növények

D. Notts (1835) Indiából hozta be Angliába a *Wrightia tinctoriát*. Az Óvilág trópusi flórájának legismertebb gyűjtője az angol J. Gibson volt. Gyűjtéseit 1835-től kezdi. Behozza Indiából az *Orchidaceae* (kosborfélék) számos nemzetségének, mint a *Coelogyne*, *Vanda*, *Dendrobium*, *Eria* stb. genuszok fajait. Gibson az oka annak, hogy Európában megkezdődik az orchidománia, hasonlóan a tulipánmániához.

D. Nelson több mint 200 ausztráliai fajt hozott be a kew-i botanikus kertbe, közöttük az *Oxylobium ellipticumot* és a *Melaleuca squarrosát*. Először ebben a kertben termesztettek eukaliptuszt (*Eucalyptus obliqua*) és az első vasfát (*Casuarina torulosa*).

G. Caley 1798-ban 170 ausztráliai fajjal gazdagítja a kew-i botanikus kert növénygyűjteményeit, közöttük az *Epacris purpurascensszel* és az érdekes epifiton szarvasagancspáfránnyal, a *Platyserium bifurcatummal*.

Az angol emigránsok szintén gyűjtöttek és küldtek haza növényeket, így gyarapítva Anglia dísznövényeinek listáját olyan ritkaságokkal, mint a *Brachycome iberidifolia* és a *Helipterum manglesii*.

Japánból és Kínából származó növények

H. Incarville 1742 és 1757 között 15 éven át élt Kínában. Ott-tartózkodásának csak a végén kapta meg a kínai császár engedélyét arra, hogy a természetben magot és növényt gyűjtsön. Az uralkodó engedékenységét azzal érdemelte ki, hogy J. Jussieu Párizsból az amerikai *Mimosa sensitivának* két magját elküldte Incarville-nek, aki a magokból felnevelt növényeket a kínai császárnak ajándékozta. Talán ez volt a világon az első magcsere, és pedig Franciaország és Kína között. H. Incarville által jutott el Kínából Fran-

ciaországba a bálványfa (*Ailanthus altissima*), a japánakác (*Sophora japonica*) és nagyvirágú tölcsérgyökér (*Incarvillea grandiflora*).

A 18. század közepe táján jut el Kínából Európába a *Thuja orientalis* és a *Ginkgo biloba*. 1788 és 1790 között jelenik meg Európa kertjeiben a hortenzia (*Hydrangea macrophylla*).

J. Hekson 1792-ben hozza be Angliába a magas mákkórót (*Macleaya cordata*), a szomorú ciprust (*Cupressus funebris*), a kínai keserűfűvet (*Polygonum chinense*) és a murvás rózsát (*Rosa bracteata*).

Majd W. Kerr (1803–1812) gazdagítja kínai növényekkel a kew-i botanikus kert gyűjteményeit a tigrisliliom (*Lilium tigrinum*) és a pézsmaliliom (*L. brownii*), továbbá az őszi begónia (*Begonia ewansiana*) és a kínai boróka (*Juniperus chinensis*), valamint a teljes virágú illatos és a késői bazsarózsa (*Paeonia albiflora* és *P. lactiflora*), a cserjés kínai bazsarózsa (*P. suffruticosa*) és a futó Banks-rózsa (*Rosa banksiae*) meghonosításával.

1816-ban egy Welbenk nevű hajóskapitány hozza be Angliába a kínai lila akácot (*Wisteria sinensis*); 1821-ben egy másik hajóskapitány, A. Rous behozza Angliába a kínai kankalint (*Primula sinensis*).

R. Fortune 1846-ban igen gazdag gyűjteménnyel tér haza Kínából, melynek nevezetességei a japán szellőrózsa (*Anemone japonica*), a téli jázmin (*Jasminum nudiflorum*), a kínai rózsalonc (*Weigela florida*), a zöldvesszős aranyfa (*Forsythia viridissima*), a szívvirág (*Dicentra spectabilis*), az óriás-harangvirág (*Platycodon grandiflorum*), a kínai labdarózsa (*Viburnum macrocephalum*), a kökénylevelű gyöngyvessző (*Spiraea prunifolia*), az illatos lonc (*Lonicera fragrantissima*) és különböző havasszépék vagy hangarózsák (*Rhododendron*) díszváltozatai, közöttük a kurume-hangarózsával (*Rh. obtusum*).

1902-ben E. H. Wilson hozza be Angliába a galambfa (*Davidia involucrata*) magjait, ezenkívül a vedlő kérgű szürke juhart (*Acer griseum*) a kivit (*Actinidia chinensis*), a rózsaszínű kínai tollbugát (*Astilbe davidii*) és a kínai stírfát (*Styrax hemsleyanum*).

A Japánból származó növények sokkal később kerültek Európába, csak 1830-ban hozott be Ph. Siebold kb. 80 fajt. Siebold kertjei révén 1830 és 1858 között sok növény került át Európa kertjeibe, például a pompás liliom (*Lilium speciosum*), az árnyékliliom (*Funkia*, ill. *Hosta*), számos gyöngyvessző- és több pálmafaj, közöttük a kínai kenderpálma (*Trachycarpus fortunei*), a faggyúfa (*Rhus succidanea*), a császárfa (*Paulownia tomentosa*), a japánbirs (*Chaenomeles japonica*) stb.

Botanikus kertek az Orosz Birodalom, a volt Szovjetunió és Ukrajna területein

Úgy vélik, hogy a legrégebb botanikus kert Délkelet-Európában az a tbiliszi, amelyet 1625-ben alapítottak, és a mai napig létezik. Oroszországban 1706-ban alapították a gyógyfűves kertet az orvosi sebészeti akadémián. Később, 1714-ben alapították meg a szentpétervári patikai kertet. Ez utóbbi lett később az Orosz Tudományos Akadémia Komarov Botanikai Intézetének Botanikus Kertje. Később alapítottak még további botanikus kerteket – egyetemi és tudományos kutatókerteket: 1803-ban a tartui botanikus kertet (Észtország); 1834-ben a kazanyit; 1840-ben a szuhumit és a szentpétervári egyetemi kertet; a tomszkit 1880-ban; 1895-ben Moszkvában a Mezőgazdasági Akadémia botanikus kertjét; a batusi botanikus kertet 1912-ben; a vjatkait 1914-ben; a penzait 1917-ben.

Az első patikai kertet Ukrajnában, Lubnában (Poltavai terület) hozták létre 1709-ben. Később ez a kert elpusztult. Ukrajnában a ma is működő legrégebbi botanikus kert a harkovi egyetemi kert, melyet 1804-ben alapított V. N. Karamzin professzor. 1812-ben alapították meg a nikitai (a település nevét viselő) botanikus kertet a Krím félszigeten; 1814-ben a kremenecki líceumi kertet; 1823-ban a lemergi (Lvovi) egyetemi botanikus kertet; 1823-ban a kijevi egyetemi botanikus kertet; 1867-ben az odesszai egyetemi botanikus kertet; 1877-ben a csernovici egyetemi kertet. 1887-ben Felzfein „Aszkania-Novában” megalapította saját botanikus kertjét.

Az oroszországi és az ukrainai botanikus kerteknek nagy szerepük volt a botanikai tudomány fejlesztésében. Ezekhez a kertekhez fűződik oly híres botanikusok neve, mint Steven, Fischer, Regel, Trautvetter, Schröder, Beketov, Wulff, Krasznov, Komarov, Lipszky, Kuznyecov, Fedcsenko, Krilov és meg sok más kiválóságé.

Sok növényi faj, amelyek ma már közismertek a nagyközönség számára, a botanikus kertekből, parkokból és az arborétumokból került ki. Például a jegenyenyár (*Populus pyramidalis* Rosir.), amelyet 1795-ben hoztak be a Szofija-parkba (Umany, Cserkaszi terület), és innen terjedt el gyorsan Ukrajna területén. Az akác (*Robinia pseudo-acacia* L.) az odesszai botanikus kertből terjedt el szerte Ukrajnában, a 19. században. A harkovi botanikus kertből került ki a zöld juhar (*Acer negundo* L.), 1809 körül, a vörös tölgy (*Quercus rubra* L.) 1811 körül. Az előbbi ma már gyomnövénynek minősítik; A kremenecki botanikus kertből került ki a cukorjuhar (*Acer saccharinum* L.) és az ágas borsófa (*Caragana arborescens* Lam.) 1812 körül. A szőlő néhány fajtájá-

nak termesztését a kijevi botanikus kert kezdte el 1845-ben. Innen terjedt a szőlő a kijevi terület lakosságának kertjeibe. Óriási jelentősége volt a nikitai botanikus kertnek a dohány, a levendula, a muskotályzsalya, a füge, a szőlő, az őszibarack és a mandula elterjesztésében a Krím félszigeten. Ez idő tájt magyar gyümölcs- és szőlőtermesztési szakértők tanították a nikitai botanikus kert kertészeit a gyümölcsfák és a szőlőtőke termesztésének titkaira.

Néhány szó a honosítás elméletéről és a szakkifejezések értelmezéséről

A növényhonosítás elméletét olyan tudósok alapították meg, mint például: Humboldt; De Candolle, 1853; Regel, 1860; Pavari, 1916; Köppen, 1923; Kern, 1925; 1934; Szeljanyinov, 1928; Maljejev, 1933; Ginkuly, 1936; 1940; Avrorin, 1947; 1956; Ruszanov, 1950; 1954; Gurszkij, 1957; Kuljtyaszov, 1957; Szokolov, 1957; Baziljevskaja, 1964 és még sokan mások.

Meg kell jegyezni, hogy az elméleti kérdésekben a tudósok között nagy értelmezési különbségek voltak, és sok vita követte egymást. Nem egységesen ítélték meg például a környezet biotikus és abiotikus tényezőit, amelyeknek döntő szerepük van a növények honosításában a faj konkrét elterjedési területein kívül, vagyis *ex situ* körülmények között. Ami a szakkifejezések használatát illeti, a mai napig nincs teljes egyetértés a szakemberek között.

V. P. Maljejev még 1933-ban azt írta, hogy „észlelhető egy állandó bizonytalanság a két szakkifejezés használatában, az »akklimatizáció« s az »adaptáció« értelmezésében, ezt a két szakkifejezést állandóan összetévesztik, és persze, helytelenül használják. Ez azért van így, mert nincs pontosan meghatározva, mit kell érteni akklimatizáció és adaptáció alatt, és hogyan lehet elkülöníteni azokat a folyamatokat, amelyek a növényi szervezetben végbemennek az első és második fogalom lefolyásánál”. Maljejev szerint „akklimatizáció”: „bármilyen rendszertani egységhez tartozó (faj, alfaj, változat stb.) növény egyedeinek kultúrába vonása olyan területen, ahol eddig ez a rendszertani egység hiányzott, függetlenül attól, hogy ezek a növényegységek honnan származnak, hasonló éghajlatú vagy lényegesen eltérő éghajlati területről, és függetlenül azoktól a módszerektől, amelyeket arra alkalmaztak, hogy ezek a növényi példányok alkalmazkodni tudjanak az új körülményekhez”.

A. Pavari (1916) és a vele egyetértők azt állították, hogy a „naturalizáció” a honosítás egyetlen módszere, különösen, ha fás növekedésű fajokról van szó. Az akklimatizációt Pavari elméletileg lehetetlennek vélte, és ez ta-

lán lehetséges a lágy szárú növényeknél, amelyek kevésbé vannak kitéve a téli hónapok szeszélyeinek. Azonkívül a lágyszárúak gyorsabban fejlődnek, és a természet külső hatásai néhány generációra (nemzedékre) az új körülmények közepette elősegítik, gyorsítják az akklimatizációs folyamatot.

A. P. De Candolle a naturalizációt az akklimatizáció legfelsőbb fokának vélte, és ezt a jelenséget kivadulásnak nevezte. Az igazság kedvéért meg kell jegyezni, hogy a „naturalizáció” kifejezést először Friedrich van Heim alkalmazta 1787-ben, mondván: „Ami a kukoricát, burgonyát, babot illeti Európa területein, itt ezek a növények akklimatizálódtak, de a naturalizációról szó sem lehet, mert azok az ember beavatkozása nélkül képtelenek szaporodni. A napraforgónál más az eset, mert ez a növény önállóan szaporodik a természetben, abban az esetben, ha elszóródnak a magjai. Tehát a napraforgó esetében ez a folyamat naturalizáció.”

A Szovjetunió Botanikus Kertjeinek Tanácsa még 1972-ben jóváhagyta a honosítás szakkifejezéseit, például az „akklimatizáció”-t, „adaptáció”-t, nem az ember tevékenységeként, beavatkozásaként, hanem mint a növényi szervezetben történő komplikált folyamatokat értelmezték, de erre a kutatók nem sokat adtak, és mindenki saját nézete és értelmezése szerint használta e szakkifejezéseket. P. I. Lapin szerint (1978) az „introdukciónak” alatt az ember aktív tevékenységét kell érteni, amelyek az új növények behozatalára irányulnak. Külön kitér még a véletlen behozatalra, amikor a növény behozatala nincsen kellőképpen tudományosan megindokolva, és ilyenkor adventív (behurcolt) növényekről beszélünk, amelyek közt sok veszélyes gyomfaj települhet be bizonyos területekre.

A naturalizációs folyamatnak a kezdete a behozatal (betelepítés, introdukciónak). Érdemes megjegyezni, hogy a betelepítés (behozatal, introdukciónak) párhuzamosan fejlődött a növényföldrajz fejlődésével, éspedig a fajok természetes terjedésével, a fajok areájának tanulmányozásával, a florisztikai komplexek történetével, és természetesen, hogy a kutatók felfigyeltek a fajok mesterséges elterjesztésére is.

Úgy vélik, hogy F. Strohmeier (1800) az elsők között volt, aki kifejezetten rámutatott a növények természetes és mesterséges elterjedésének párhuzamosságára és e folyamat indítóerőire munkájában (*Vegetabilium geographia*). Ő volt az, aki a történelmi növényföldrajzot önálló ággként választotta el a növényföldrajztól, és e tudományág keretében a kultúrnövények és állatok történelmi földrajzát. Ennek ellenére a növények elterjedéstudománya megalapozójának Alexander Humboldtot tartják. Munkájában (*Ideen zu einer Geographie der Pflanzen*, 1805) feltárta a mai növényföldrajz legfontosabb fogalmait és a növénytelepítés elméleti alapjait. Úgy vélte, hogy minden

növényi fajnak megvannak a saját, jellegzetes minimális éghajlati tényezői, amelyek gátolják a faj természetes terjedését. Az abiotikus tényezők közül legfontosabbnak tartotta a hőmérsékletet. Úgy vélte, ahhoz, hogy egy növényfaj elkezdjen fejlődni, szükséges egy bizonyos mennyiségű meleg, de nem napi átlag formájában, hanem a $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ fölötti hőmérséklet összegében, melyet a növény érzékelt a csírázástól, ill. a növekedés kezdetétől egy bizonyos növekedési fázis eléréséig. Ezenkívül elismerte a víz, fény, talaj jelentőségét is. Humboldt úgy vélte, hogy a sikeres növénytelepítés eléréséhez az *új helyen* a hőmérséklet összege nem lehet kevesebb, mint a növény hazájában. Ő volt az első, aki a fokozatos áttelepítést ajánlotta.

Alphonse De Candolle (A. P. De Candolle fia) Humboldttól eltérően úgy vélte, hogy a fejlődéshez szükséges hőmérsékletet nem $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ -tól kell mérni, hanem attól a minimális hőmérséklettől, amelytől az a bizonyos faj megkezdí növekedését. Majd így folytatta: „A fajnak elterjedése nem azonos (nem esik teljesen egybe) az éghajlati körülményekkel, viszont egyetlen botanikus sem kételkedik abban, hogy sok faj tudna létezni, növekedni messze az eredeti hazájától, és hogy egyik flóra sem tartalmazza azokat a fajokat, melyek létezhetnének itt az ember segítsége nélkül”. Ez mára világosan bebizonyosodott sok ezer faj áttelepítésénél világszerte.

Látjuk, hogy egyes kutatóknak igazuk volt, mások tévedtek, de levonhatjuk a következtetést, hogy ez a vita lett a növénytelepítés és -honosítás mozgatóereje. Ez a tevékenység sikerrel végződött a haszonnövények számos csoportjának honosításánál, így az élelmiszer-, takarmány-, dísz-, gyógy-, fűszer-, gyümölcs-, rostos- stb. növénycsoport esetében.

A honosításban tehát a hőmérsékletnek juttatják a főszerepet, de a többi tényező jelentőségét sem zárják ki. Szem előtt kell tartani azt aényt, hogy a biotikus és az abiotikus tényezők nem külön-külön hatnak a növényi szervezetre, hanem összetéve, együttesen, amelyeket csak kimondottan precíz mérésekkel lehet feltárni, amely napjainkban már különböző klíma-berendezések segítségével végrehajtható.

A növényhonosítás módszerei

A hasonló (közeli) éghajlatok módszere (éghajlati analógia). Ez a módszer H. Mayr német erdészmérnök (1909) nevéhez fűződik. Érthető, hogy a Föld területének két pontján nincsen teljesen azonos (analóg) éghajlat, mindig vannak eltérések. Ennek ellenére ha az eltérés nem lényeges, akkor van esély a növény betelepítésére. Itt lehet némely előzetes összehasonlítást ten-

ni, ám ez még nem jelent sikert. Maga Mayr szerette mondogatni: „erst studieren und dann probieren”. (Előbb tanulmányozni, aztán próbálni.)

B. I. Kozo-Poljanszky ajánlotta a *biomorfák átalakulásának* módszerét. Ismeretes az életforma változása más földrész területein, például a ricinus, a gyapot, a paradicsom stb. Európa területein évelőből egynyári lett. Észrevették azt az általános irányzatot, hogy amikor a fajt áttelepítik a hegyekbe vagy északibb területekre, akkor az élettartama meghosszabbodik, és fordítva. A telepítés sikere természetesen függ a növények gondozásától, a jó kezeléstől is.

F. N. Ruszanov (1950; 1954) ajánlotta a *származási, ill. nemzedékek összességének és az edifaktorok, ill. dominánsok módszereit*. A nemzedékek módszere abban rejlik, hogy a genusz több fajt egyszerre honosítják. Így lehetőség nyílik összehasonlító és egyeztető kísérletekre, illetve mód nyílik a legjobb(ak) kiválasztására. A domináns módszernek az az elve, hogy a telepítési gócpontban azokat a fajokat kell kiválasztani, amelyek elterjedése a legszélesebb, mert előreláthatólag ezeknek a fajoknak a kultúrába vonása lesz a legsikeresebb.

A. M. Kormilicin (1964) az ún. *flóragenetikai* módszert ajánlotta a fák és a cserjék telepítésére. A honosítandó terület flórafajlódása a kiinduló pont. Ehhez kell kiválasztani azokat a területeket, ahol a flóragenezis hasonló volt, és innen kell gyűjteni a honosításra szánt fajokat.

A fentebb említett módszereknek elsősorban a meghonosítandó fajok kiválasztásában van bizonyos szerepük, és természetesen ígérek valamennyi eredményt a honosításban is. Ám magát a honosítási kísérletet nem szabad kihagyni, hanem a gyakorlatban kell cselekedni, mert minden fajnak megvannak a saját adottságai és szerkezeti tulajdonságai: morfológiai, biokémiai, ökológiai, cönológiai stb., és a faj e tulajdonságait feltárni és megismerni csak a kultúrában lehetséges.

A spontán fajtól a kultúrnövényig igen hosszú az út, és ez az út különböző szakaszokból áll. E. V. Wulff (1932) a kultúrnövény keletkezéséről így ír: „El tudjuk-e képzelni, hogyan történt valamely fajnak a kultúrnövénné változása, hogyan ment végbe ez a folyamat, milyen szakaszokon keresztül valósult meg a faj honosítása? Kezdjük a véletlenül megismert növénytől a vad természetben, aztán a növény szándékos begyűjtésétől és persze a szándékos kultúrába vonására, fokozatos válogatása (szelektálása) az ember követelményeinek megfelelően – általában ezek azok a szakaszok, amelyeket megtesz vagy már megtett a kultúrnövény a fejlődésében.”

P. I. Lapin (1978; 1982) a növényhonosításban négy szakaszt határozott meg: 1. előzetes felderítés és a faj kiválasztása; 2. a kiinduló kísérleti anyag

(faj) begyűjtése; 3. a faj kultúrában való tanulmányozása; 4. a honosítás összegzése.

Szerintem (Szikura, 1975) a növényhonosítási munkák a következő szakaszokra oszthatók fel:

1. a gócpont flórájának tanulmányozása (a flóra genezise, kapcsolatai, életformái);

2. a honosítás eredményének előrejelzése (az éghajlat-analógiának feltárása, a flórákban lévő közös fajok feltárása, cönológiai analógiák – *Eremurus* esetében, fiziognómiai analógiák stb. – mesterséges flóratekintélyek létrehozásának alapja);

3. a fajok tanulmányozása és a honosítási kiinduló anyag begyűjtése – expedíció kivitelezése alapján;

4. a kultúrába vont faj tanulmányozása (a faj pontos meghatározása, a növekedés és a fejlődés ritmusának tanulmányozása, a fiziológiai és biokémiai tulajdonságok tanulmányozása, a maghozam mennyiségének bírálása, a szaporodási sajátosságok stb.);

5. a honosítás eredményének összegzése, a jó kilátású fajok kiválasztása és tömeges szaporítása;

6. ipari-kísérleti vizsgálat;

7. nagyipari termelés.

Megjegyzendő, hogy sok faj van, amelyeket a kultúrában tanulmányoztak, majd később mégsem következett be e fajok nagyipari termesztése. Az már közismert, hogy az ezernyi fajból csak néhány kerül mezőgazdasági termelésbe, valamivel több az erdőgazdaságba, legtöbb a kertészetbe.

Azoknak a botanikusoknak, akik növényhonosítással foglalkoznak, lehetőségük adódik az alap kutatások elvégzésére, nemcsak kint, a terepen, az expedíciók során, hanem a kultúrában is kiegyenlített körülmények között. Itt a honosítással kapcsolatban érdemes fölidézni Ljubimenko előadásából azt az állítását, amely a krími nikitai botanikus kertnek 100. évfordulója alkalmából hangzott el 1913-ban. Ljubimenko azt állította, hogy lehetetlen kultúrába vonni a tőzegáfonyát (*Vaccinium oxycoccus*) és más rokon fajokat, mint például a nagybogyós áfonyát (*V. macrocarpum*) és a bazi-diumos nagygyomrát sem. De azt bizonyosan tudom (apám mesélte), hogy 1914-ben az egri apácák a bortárolásra már alkalmatlan pincékben csiperkegombát – valószínűleg az erdei csiperkét (*Psalliota sylvatica*), mezei csiperkét (*P. campestris*) vagy kerti csiperkét (*P. hortensis*) termesztettek.

Azért gyakori a sikertelen honosítás, mert nem ismerjük eléggé a fajok biológiai, ökológiai (köztük az edafikus), cönológiai, fiziológiai és még egyéb tulajdonságait. Az alap kutatás elvégzése intézetenként sok körül-

ménytől függ: a szakemberektől, azoknak specializálódásától; az intézet szervezeti felépítésétől, a pénzügyi ellátottságtól, a modern felszereléstől és – gondolom, nem utolsósorban – az akarattól.

A volt Szovjetunió botanikus kertjeinek fő feladatának számított a növényhonosítás. Érthető, hiszen a második világháború utáni években hiánycikk volt a dísnövény, a gyógynövény és még sok más haszonnövény is. Emiatt a növényhonosítás állami program volt.

Én 1960-tól kezdve, mint az Ukrán Tudományos Akadémia Központi Botanikus Kertjének munkatársa, szintén növényhonosítással foglalkoztam. Kutatási területem Közép-Ázsia és Kazahsztán volt. E területek flóráiban kellett feltárnom új haszonnövényeket: dísz-, gyógy-, takarmány-, melioratív, mézelő stb. növényeket, megindokolni az áttelepítés fontosságát és megalapozni az áttelepítés feltételeit, végül pedig megállapítani e növények Ukrajna területén való meghonosításának lehetőségeit. Ezzel kapcsolatban:

1. Kutattam azokat a területeket, ahol bőségesen növekedtek haszonnövényfajok.

2. Tanulmányoztam a növények jellegzetességeit (maghozam, betegségek és kártevők jelenléte, ökológiai és cönológiai körülmények stb.), kiinduló kísérleti anyagot gyűjtöttem (termések, magvak, hagymák, rizómák, gumók, csíranövények), és közben herbáriumot is készítettem ezekről a növényfajokról.

3. Élő növénygyűjteményeket létesítettem növényföldrajzi módszerrel a mesterséges „Közép-Ázsia és Kazahsztán” flóraterritör részein.

4. Elméletileg megalapoztam a közép-ázsiai és kazahsztáni flóra fajainak Ukrajnába való áttelepítését.

5. Kidolgoztam a sikeres növénytelepítés tárgyi kritériumait.

6. Tanulmányoztam a fajok biológiai jellegzetességeit az új ökológiai körülmények között: a növekedési és fejlődési ritmusokat, a maghozamot, a vegyi tartalmat, a szaporítás effektív módszereit stb.

7. Kiválasztottam a sokat ígérő fajokat nagyüzemi próbatermesztésre.

8. Tanulmányoztam az endemikus, relikturn, ritka és kipusztult állapotban levő fajok kultúrában való megvédésének lehetőségeit stb.

A növények tanulmányozása és begyűjtése céljából 1961 és 1973 között öt kutató-gyűjtő expedíciót szerveztem és valósítottam meg a Türkmen-Horászán hegycsoportba (a Kopet-dag hegyláncra), a Zeravsán, Csatkal, Kuramin, Gisszár hegységekbe, a Kara-tau, Zailiyszkij Alatan, Dzsungár, Talasz, Kungej, Terszkej-Alatau; Kara-kum, Kizil-kum, Mujun-kum homokszivatokba, a Csü-ili kőszivatokba, valamint a taskenti, ariszi, szamar-kandi, buharai agyag- és löszszivatokba.

Közép-Ázsiának és Kazahsztánnak nagy jelentősége van az új növényi források feltárásában mint génközpontnak, amelynek természetes flóráiban több mint 8000 fajt tartanak nyilván. Ez a flóra nem csak mennyiségében, hanem minőségét tekintve is igen gazdag. Ezekből a fajokból sok domesztikáció nélkül, közvetlenül felhasználható, úgy, ahogy a természet megteremtette. De sok faj szolgál genetikai anyagként nemesítési célokra, új növényfajták előállítására, illetve a régi fajták „javítására”, akár hozamnövelés, ellenálló képesség fokozása, kémiai összetételüknek vagy egyéb hasznos tulajdonságaik javítása céljából.

A közép-ázsiai és kazahsztáni flórák fajai ukrajnai telepítésének előfeltételei

Ma még nem állnak rendelkezésre a növényhonosító számára olyan közvetlen adatok, amelyek hibátlan lehetőséget nyújtanának a sikeres növényhonosításhoz, ezért a kutató közvetett adatokra kénytelen támaszkodni.

Közép-Ázsia és Kazahsztán óriási területet foglal el: a Kaszpi-tengertől Kína, Irán és Afganisztán határáig. Közép-Ázsia mint növényföldrajzi terület északi határát, a $48^{\circ} 50'$ szélességi fokkal húzzák meg (Murzajev, 1960). E határtól délre 2,5 millió km^2 területen fekszik Türkmenisztán, Üzbegisztán, Tádzsikisztán, Kirgízia és Kazahsztán délkeleti része. Ennélfogva érthető, hogy ekkora területen az éghajlat és az időjárás igen változó (Balasova és mások, 1960). De Ukrajna területén is igen változó az éghajlat és az időjárás (Bucsinszkij, 1963). Összehasonlítás céljából felhasználtuk az éghajlati elemek számszerű és grafikus módszereit és klímadiagrammokat készítettünk (Walter és Borhidi nyomán, 1968). A kapott adatok azt bizonyították, hogy e két területen az éghajlati jelenségek lényegesen különböznek, de mégis vannak hasonló éghajlatú területek. Így hasonló: 1. az évi átlaghőmérsékletek; 2. a leghidegebb hónapok középhőmérsékletei; 3. az abszolút minimum-hőmérsékletek; 4. az évi csapadék mennyisége; 5. a vegetációs időszak tartama; 6. a 0°C fölötti átlaghőmérsékletek összege (2. táblázat).

Ezek az éghajlati hasonlóságok pozitívan befolyásolhatják a honosítás eredményességét. A fennálló éghajlati különbségek ugyanakkor nem mindig akadályozzák a honosítás sikerét, de kihatnak a fajok növekedési és fejlődési ritmusára.

2. táblázat. Közép-Ázsia, Kazahsztán és Ukrajna klímájának összehasonlítása

Település	Az évi átlaghőmérséklet, °C	A leghidegebb hónap minimum átlaghőmérséklete, °C	Az abszolút mini- mum-hőmérséklet, °C	Az évi csapadék mennyisége, mm	A vegetációs időszak tartama, napok	A napi átlaghőmérséklet összege 0 °C felett
1	2	3	4	5	6	7
Alma-Ata	7.3	-8.6	-34.4	577	225	3578
Robacsjé	7.4	-10.2	-28	144	250	3020
Kijev	6.9	-6	-30	590	220	3120
Kamenyec-Podolszk	7.6	-8.5	-29	568	270	3220
X	X	X	X	X	X	X
Kopal	6.6	-7.1	-35.8	345	120	3051
Beregszász	9.9	-7.2	-33	642	290	3790
Nagyszőlős	8.8	-8.7	-33	734	270	3980
Csernyigov	6.4	-9.6	-36	559	240	2985
Csernovic	7.9	-3.1	-32	683	270	3210
Poltava	6.9	-7.3	-31.4	451	220	3195
X	X	X	X	X	X	X
Chorog	8.5	-7.5	-32	183	245	3758
Taldi-Kurgan	6.8	-12.3	-43	323	150	3526
Gurjev	7.6	-14.7	-38	236	230	3722
Przsevalszk	5.5	-13.5	-30	412	225	2635
Cherszon	9.8	-3	-34	343	310	3895
Donyeck	7.2	-4.8	-32	466	250	3505
Dnyepropetrovszk	4.3	-8.2	-38	472	260	3570
X	X	X	X	X	X	X
Biskek (Frunze)	9.8	-5.3	-38.1	471	270	3975
Kzol-Orda	8.9	-2.8	-36	109	230	3873
Odessza	9.4	-5.1	-25.9	368	270	3850
Nikolajev	9.7	-4	-28.7	388	159	3805
Ungvár	9.3	-5.3	-32	782	159	3570
Fergana	12.8	-2.7	-25.3	174	315	4887
Taskent	13.2	-1.3	-28.1	348	320	4913
Kuska	14.7	-3.7	-34	246	360	4289
Jalta	13.1	-3.7	-13.5	545	360	4760
X	X	X	X	X	X	X
Nukusz	11	-6.3	-32	82	265	4396
Szimferopol	11.9	-9.8	-37	472	180	3725

A mesterséges flóraterületek létesítésének módszerei

Minden botanikai fajnak megvan a maga areája, múltja, jelene, és van még egy elméleti, potenciális areája is, amelyet a faj elfoglalhatna, ha nem gátolnák valamilyen geomorfológiai akadályok, pl. hegrendszer, tenger, sivatag stb. Ezeken az akadályokon a faj nem tud áthatolni. Ekkor lép közbe az ember, és elviszi a növények magjait, spóráját, gumóját, hagymáját, rizómáját szerte a világba. Ez a faj tudatos terjesztése – a tudatos antropochoria –, amelyet tudományos alapon kell elvégezni.

A növény áttelepítésének többféle módszere van (ezekről már fentebb szó esett): 1. *genuskomplex módszer*; 2. *flóragenetikai módszer*; 3. *történelmi-ökológiai módszer*; 4. *az edifikátorok és dominánsok módszere* – ez különösen azokban az esetekben fontos, amikor nemcsak egyes fajokat akarunk meghonosítani, hanem egész tájképeket akarunk mesterségesen létrehozni más, távoli vidékeken, például közép-ázsiai tájakat a Kijevi Botanikus Kertben.

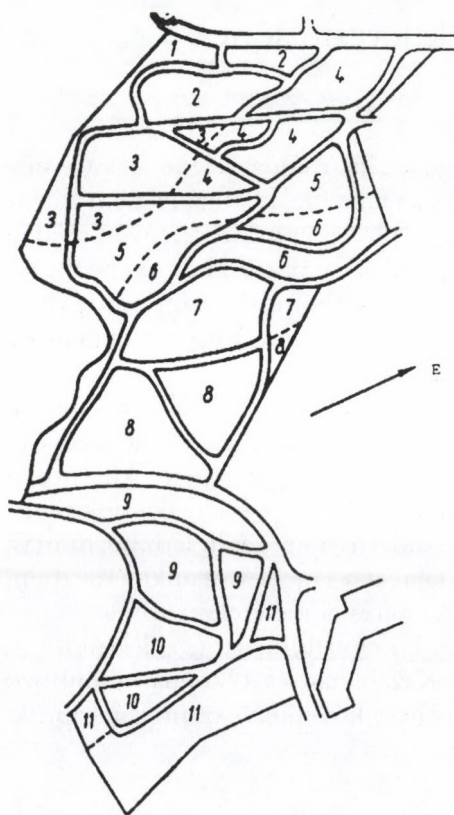
Először is elméletileg kivizsgáltuk a telepítés előfeltételeit:

1. Összehasonlítottuk Közép-Ázsia és Ukrajna klímáját (2. táblázat).

2. Összehasonlítottuk Közép-Ázsia, Kazahsztán és Ukrajna különböző területeinek flóráját. A számítások alapján a következő számokat kaptuk:



1. ábra



2. ábra

A közép-ázsiai és kazahsztáni flóraterület
vázlata, Kijev.

1 – alpesi (havasi) rétek; 2 – alhavasi rétek;
3 – fenyvesek (*Picea schrenkiana*); 4 – borókafenyvesek öve (*arcsevnyik*); 5 – alma-galagonyaerdők öve; 6 – dióerdők; 7 – ligeterdők (*tugaj*); 8 – homoki növényzet; 9 – A Kopet-dag borókafenyvesei; 10 – hegyi száraz rétek (sztyeppék); 11 – pisztácia-szavanna típusú erdők (*Pistacia vera*)

a közös családok száma 112, a genusoké 492, a fajoké 982. Az életformák összehasonlítása alapján a következő adatokat kaptuk: fák – 48 faj, cserjék – 58, félcserjék – 12, évelők – 442, kétnyáriak – 59, egy-nyáriak – 368, kultúrnövények – 71, gyomnövények – 43, behurcolt (adventív) – 3, élősködők – 1 faj. Tehát Ukrajna flórájának egynegyede közös Közép-Ázsia és Kazahsztán flórájával.

3. Az ökológiai-történelmi és flóragenetikai hasonlatosságot egy példával szeretném illusztrálni, a korbácsliom (*Eremurus*) nemzetséggel. Közép-Ázsiában ennek a genusnak több mint 70 faja található, de néhány faja él Ukrajna területén is, nevezetesen az *Eremurus tauricus*, *E. jungei*, *E. thiodanthus*, és az *E. spectabilis* a Krím félszigeten. Ez utóbbi faj (*E. spectabilis*) a donyecki területen is előfordul, az Amvroszjevka vasútállomás közelében, Belojarovka falu környékén, mintegy 50 hektárnyi területen (1. ábra). Itt az *E. spectabilis*nek domináns szerepe van a növénytakaróban, amely ilyen módon megjelenésében (fizionómiailag) egy közép-ázsiai tájképre emlékeztet. Ezen a helyen a korbácsliomon kívül előfordulnak más, Közép-Ázsiával közös fajok is, mint a barázdás csenkesz (*Festuca sulcata*), az erdélyi árvalányhaj (*Stipa lessingiana*), a kunkorgó árvalányhaj (*S. capillata*), a karcsú fényperje (*Koeleria gracilis*), a közönséges borkóró (*Tha-*



3. ábra
Diófa „erdő”



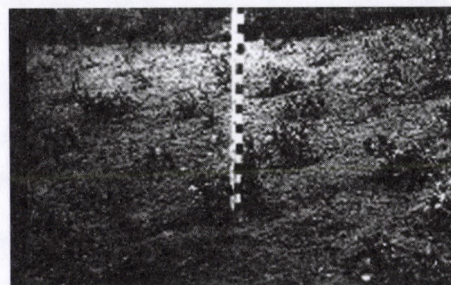
4. ábra
Juniperus turkestanica-öv



5. ábra
Malus sieversii „erdő”



6. ábra
Picea schrenkiana „erdő”



7. ábra
Pistacia vera „erdő”

3. táblázat. A közép-ázsiai flóraterrületen tanulmányozott fajok rendszertani és biomorfológiai adatai (Kijev, 1960–1979).

Család	Életforma								A fajok mennyisége
	Genusok	Fák	Cserjék	Félcserjék	Évelők	Kétnyáriak	Egynyáriak	Kúszócserjék	
<i>Aceraceae</i>	1	3	2	–	–	–	–	–	5
<i>Alliaceae</i>	1	–	–	–	56	–	–	–	56
<i>Amaryllidaceae</i>	2	–	–	–	6	–	–	–	6
<i>Anacardiaceae</i>	1	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Apiaceae</i> (<i>Umbelliferae</i>)	21	–	–	–	53	1	7	–	61
<i>Araceae</i>	2	–	–	–	4	–	–	–	4
<i>Asteraceae</i> (<i>Compositae</i>)	28	–	–	3	60	21	9	–	93
<i>Berberidaceae</i>	3	–	6	–	3	–	–	–	9
<i>Betulaceae</i>	1	2	–	–	–	–	–	–	2
<i>Bignoniaceae</i>	2	–	–	1	1	–	–	–	2
<i>Boraginaceae</i>	5	–	–	–	4	–	2	–	6
<i>Brassicaceae</i> (<i>Cruciferae</i>)	20	–	–	–	14	3	23	–	40
<i>Campanulaceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Caprifoliaceae</i>	3	–	16	–	1	–	–	–	17
<i>Capparaceae</i>	2	–	–	1	1	–	–	–	2
<i>Caryophyllaceae</i>	13	–	3	–	19	1	9	–	32
<i>Celastraceae</i>	1	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Chenopodiaceae</i>	6	–	–	2	1	–	3	–	6
<i>Cistaceae</i>	1	–	–	–	–	–	2	–	2
<i>Convolvulaceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Cornaceae</i>	1	–	1	–	–	–	–	–	1
<i>Crassulaceae</i>	2	–	–	–	4	–	–	–	4
<i>Cupressaceae</i>	1	2	3	–	–	–	–	–	5
<i>Cyperaceae</i>	1	–	–	–	3	–	–	–	3
<i>Datisceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Dipsacaceae</i>	2	–	–	–	2	1	4	–	7
<i>Euphorbiaceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Fabaceae</i> (<i>Leguminosae</i>)	25	–	15	6	68	1	31	–	131
<i>Fumariaceae</i>	1	–	–	–	4	–	–	–	4

Család	Életforma								
	Genusok	Fák	Cserjék	Félcserjék	Évelők	Kétnyáriak	Egynyáriak	Kúszócserjék	A fajok mennyisége
<i>Gentianaceae</i>	2	–	–	–	4	–	–	–	4
<i>Geraniaceae</i>	2	–	–	–	2	–	–	–	2
<i>Grossulariaceae</i>	1	–	2	–	–	–	–	–	2
<i>Hypericaceae</i> (<i>Guttiferae</i>)	1	–	–	–	2	–	–	–	2
<i>Iridaceae</i>	6	–	–	–	36	–	–	–	36
<i>Juglandaceae</i>	1	–	–	–	–	–	–	–	1
<i>Lamiaceae</i> (<i>Labiatae</i>)	23	–	1	12	63	1	5	–	82
<i>Liliaceae</i>	15	–	–	–	89	–	–	–	89
<i>Linaceae</i>	1	–	–	–	5	–	1	–	6
<i>Malvaceae</i>	2	–	–	–	3	–	–	–	3
<i>Morinaceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Oleaceae</i>	2	3	1	–	–	–	–	–	4
<i>Onagraceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Orchidaceae</i>	1	–	–	–	2	–	–	–	2
<i>Papaveraceae</i>	3	–	–	–	2	1	4	–	7
<i>Parnassiaceae</i> (<i>Saxifragaceae</i>)	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Pinaceae</i>	2	2	–	–	–	–	–	–	2
<i>Plumbaginaceae</i>	8	–	2	2	7	–	1	–	12
<i>Poaceae</i> (<i>Gramineae</i>)	16	–	–	–	32	1	14	–	47
<i>Polygonaceae</i>	5	–	15	–	21	–	1	–	37
<i>Primulaceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Ranunculaceae</i>	10	–	–	–	22	–	4	2	28
<i>Rhamnaceae</i>	2	2	1	–	–	–	–	–	3
<i>Rosaceae</i>	22	23	45	–	12	–	–	–	80
<i>Rubiaceae</i>	4	–	–	1	6	–	4	–	11
<i>Rutaceae</i>	2	–	–	–	2	–	–	–	2
<i>Salicaceae</i>	2	8	4	–	–	–	–	–	12
<i>Saxifragaceae</i>	2	–	1	–	1	–	–	–	2
<i>Scrophulariaceae</i>	7	–	–	–	12	1	3	–	16
<i>Solanaceae</i>	1	–	–	–	1	–	–	–	1
<i>Tamaricaceae</i>	1	–	8	–	–	–	–	–	8

Család	Életforma								
	Genusok	Fák	Cserjék	Félcserjék	Évelők	Kétnyáriak	Egynyáriak	Kúszócserjék	A fajok mennyisége
<i>Thymeleaceae</i>	2	—	—	—	—	—	8	—	8
<i>Valerianaceae</i>	3	—	—	—	3	—	5	—	8
<i>Verbenaceae</i>	1	—	—	1	—	—	—	—	1
<i>Vitaceae</i>	2	—	—	—	—	—	—	3	3
<i>Zygophyllaceae</i>	5	—	6	2	4	—	—	—	12
<i>Ulmaceae</i>	1	1	—	—	—	—	—	—	1

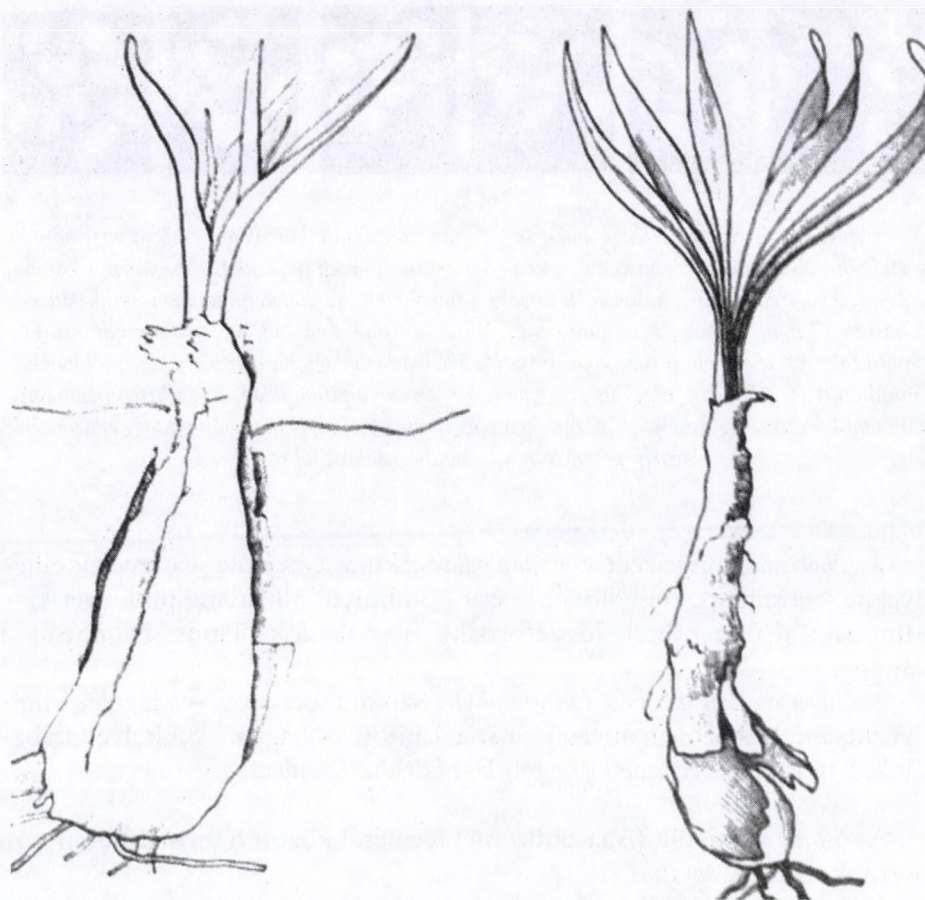
(Összesen: 67 család, 312 genus, 47 fa, 137 cserje, 32 félcserje, 642 évelő, 32 kétnyári, 134 egynyári, 5 kúszócserje = 1209 faj.)

lictrum minus), a nemes cickafark (*Achillea nobilis*), a gypjas őszirózsa (*Linosyris villosa*), az osztrák üröm (*Artemisia austriaca*), a pókafű (*Teucrium polium*) stb. Ezeknek az előfordulási adatoknak az alapján tehát Ukrajna területén is lehet bizonyos értelemben közép-ázsiai „növényklímáról” és „növényzetről” beszélni és azokat egy sikeres telepítés előrejelzésekként értelmezni.

4. Figyelembe vettük Közép-Ázsia ökológiai növényzeti típusait is, összesen 15 típust, úgymint gipszofil, halofil, pszammofil, efemer, hegyi félsavanna, hegyi sztyeppe, hegyi erdei: lombos erdei, tűlevelű erdei; ligeterdei, kszerofil cserjés (sibljak), mocsárréti, hegyi réti, petrofil, kriofil és hidrofil vegetációtípusokat.

Ezekből sikerült néhányat Kijevben is létrehozni: a pszammofil, a hegyi félsavanna, a hegyi lombos és tűlevelű erdei, a ligeterdei és a hegyi réti vegetációtípust, amelyek összesen 3,5 hektárnyi területet foglalnak el. Ezekkel a vegetációtípusokkal sikerült a növényzeti öveket is megjeleníteni (2., 3., 4., 5., 6., 7. ábrák).

Összesen 1029 közép-ázsiai fajjal kísérleteztünk (3. táblázat). Nemcsak telepítéssel foglalkoztunk, hanem összehasonlító vizsgálatokat is végeztünk természetes viszonyok közt Kijevben és kutatást is: morfológiai, biológiai, egyedfejlődés, fenoritmus, maghozam, szaporítás (ivaros, ivartalan), biokémiai, a növények gazdasági felhasználásának lehetőségei stb. Ezeket a mesterségesen létesített tájképeket és fajgyűjteményeket oktatási célokra is alkalmaztuk.

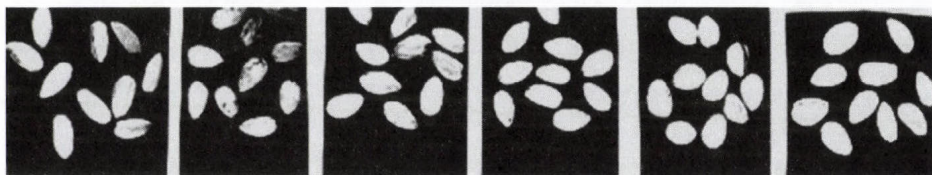


8. ábra

Morfológia

Tanulmányoztuk az *Ungernia* Bunge nemzetség (Amaryllidaceae) fajait. Ez a genus 10 fajt tartalmaz (*Index Kewensis*, 1993). A fajok zöme főként Közép-Ázsia területén található meg, de az *U. oldhami* Maxim. például Japánban nő. Az *U. tadschicorum* Vved. ex Artyushenko Afganisztán területén fordul elő, az *U. trisphaera* Bunge pedig Iránban található.

A levelek elhelyezkedése alapján az *Ungernia* nemzetséget két szekcióra osztottuk fel:



9. ábra

A Pistacia vera Mill. termésének alakkörei: 1 – az exocarpium bíborvörös, fehéren vagy barnán pöttyözött, jól hámlik, az endocarpium könnyen nyílik, a makk hosszúkas, átlaghossza 18 mm; 2 – az exocarpium színe hasonló, de a makk gömbölyűbb, az endocarpium nem nyílik, átlaghossza 17 mm; 3 – az exocarpium ráncos, barna, a termés tojásdad, az endocarpium rosszul nyílik; 4 – az exocarpium sima, halványzöld, bíborvörösén vagy barnán pöttyözött, jól hámlik mind a két szegőöltésén, átlaghossza 15 mm; 5 – az exocarpium bíborvörös, fehéren pontozott, jól hámlik, a termés gömbölyű, 14 mm, könnyen nyílik; 6 – az exocarpium vastag, világoszöld, barnán pöttyözött, a termés hosszúkas, jól nyílik

1. *Ungernia* Bunge sect. *Spiralophylla* Szikura sect. nov. – a levelek elhelyezkedése spirális, molyhosak, a szár gömbölyű, a hagyma pikkelyei két-típusúak: a) összenőtték (összeforrtak), b) szabadok. Típus: *U. trisphaera* Bunge.

2. *Ungernia* Bunge sect. *Distichophylla* Szikura sect. nov. – a levelek elhelyezkedése kétsoros, hamvasak, a szár lapított, a hagyma pikkelyei szabadok. Típus: *U. sewertzovii* (Regel) B. Fedtsch. (8. ábra).

A Pistacia vera Mill. (Anacardiaceae) termései között 6 formát különböztettünk meg (9. ábra):

1. az exocarpium bíborvörös, fehéren vagy barnán pettyezett, jól hámlik, az endocarpium könnyen nyílik, a makk hosszúkas, átlaghossza 18 mm;

2. az exocarpium színe hasonló, de a makk gömbölyűbb, az endocarpium nem nyílik, átlaghossza 17 mm;

3. az exocarpium ráncos, barna, a termés tojásdad, az endocarpium nehezen nyílik;

4. az exocarpium sima, halványzöld, bíborvörösén vagy barnán pettyezett, jól hámlik mind a két varraton, átlaghossza 15 mm;

5. az exocarpium bíborvörös, fehéren pontozott, jól hámlik, a termés gömbölyű, átlaghossza 14 mm, könnyen nyílik;

6. az exocarpium vastag, világoszöld, barnán pettyezett, a termés hosszúkas, könnyen nyílik.

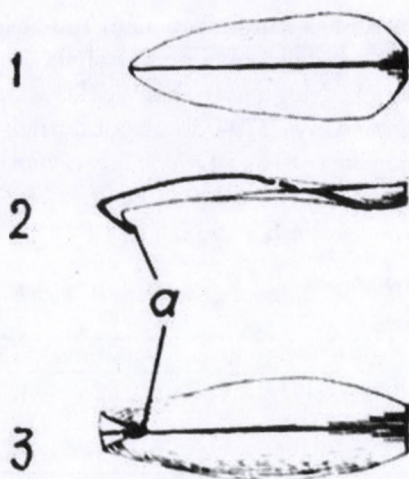
Igen érdekes az *Eremurus* nemzetség *Henningia* szekciójában az alsó lepellevelek szerkezete (10. ábra). E fajoknál a virág alsó lepellevelének csúcsa be van tűrve, és ez az ún. „rögzítő” addig tartja zárva a virágot, ameddig a portokok éretté nem válnak, – ekkor a virág kipattan a portokok nyomása következtében. Ennek a mechanizmusnak az a biológiai jelentősége, hogy megakadályozza az önmegporzást.

Biológia

Az *Eremurus* nemzetség fajainak csakúgy, mint a többi geofiton életformájú hagymás növénynek, minden évben megújul a gyökérrendszere. Az alsó, fekete színű gyökerek, amelyek az elmúlt év tavaszán képződtek, a nyár folyamán még működnek; a felső, világos színűek, amelyek a kezdetleges új gyökerek, csak a jövő év tavaszán kezdik el működésüket (11. ábra). Itt a gyökerek másfél évesek, maga a gyökértönk viszont évelő.

A maghozam összehasonlító tanulmányozása (természetkultúra) is kimutathatja a növényhonosítás várható sikerét, így erre a kérdésre is súlyt fektettünk. Például összehasonlítottuk a tulipán (*Tulipa*) és a hagymafajok (*Allium*) maghozamait (4., 5. táblázat).

A táblázatok adataiból kitűnik, hogy a maghozam sem a természet-



10. ábra

Az *Eremurus* genus *Henningia* sectióhoz tartozó fajainál a virág alsó lepellevelének csúcsa be van tűrve és ez az ún. „rögzítő” addig tartja zárva a virágot, ameddig a portokok éretté válnak – ekkor a virág kipattan a portokok nyomása folytán. 1 – közönséges lepellevél, 2, 3 – az alsó lepellevél a rögzítő betűrésszel (2 – oldalról, 3 – felülről)



11. ábra

Az *Eremurus regeli* gyökérzetének tavaszi felújulása

ben, sem a kultúrában nem mutat lényeges eltérést, tehát az éghajlati viszonyok megfelelnek e nemzetségek és még sok más nemzetség fajainak természetésének. Még egy néhány példa a maghozamról *ex situ*: a *Ferula tenuisectának* egy példánya 2794 db magot termel; a *F. kopetdagensis* – 6498; az *Aconitum leucostomum* – 816; a *Delphinium elatum* – 2835; a *Crataegus altaicus* – 42 000; a *C. turkestanicus* – 84 000; a *Lonicera korolkowii* – 19 534; a *Rosa arnoldi* – 45 900; a *R. karakalensis* – 54 750; a *R. beggeriana* – 12 555; a *Rumex rechingerianus* –

4. táblázat. Összehasonlító adatok a közép-ázsiai tulipánfajok maghozamáról

Fajok	A természetben		Kultúrában, Kijev	
	A tok közepes méretei, cm	Közepes mennyiségű maghozam, db	A tok közepes méretei, cm	Közepes mennyiségű maghozam, db
<i>Tulipa alberti</i>	1,7 × 3,7	113	2,1 × 4,1	132
<i>T. kolpakovskiana</i>	1,5 × 2,6	76	1,5 × 2,7	106
<i>T. micheliana</i>	1,6 × 1,9	125	1,5 × 1,3	122
<i>T. ostrovskiana</i>	1,5 × 4,0	270	1,5 × 4,0	265
<i>T. turkestanica</i>	0,5 × 1,2	123	1,5 × 3,0	47*
<i>T. tetraphylla</i>	–	–	1,2 × 2,3	98
<i>T. ferganica</i>	–	–	1,9 × 3,4	92

* Ez a faj sokvirágú (2–7), így több tok képződik a természetben és a kultúrában is.

5. táblázat. Összehasonlító adatok a közép-ázsiai hagymafajok maghozamáról

Fajok	A természetben, db				Kultúrában, db, Kijev			
	A virág mennyisége a virágzatban	A tok mennyisége egy virágzatban	Maghozam		Egy tokban	Egy példányon	Maghozam	
			A virág mennyisége a virágzatban	A tok mennyisége egy virágzatban			Egy tokban	Egy példányon
<i>Allium altissimum</i>	209	127	6	762	206	148	3	444
<i>A. christophi</i>	34	23	2	46	178	123	3	369
<i>A. karataviense</i>	33	22	2	44	156	103	2	206
<i>A. caesium</i>	402	381	5	1905	–	–	–	–
<i>A. borszczowii</i>	–	51	2	102	–	–	–	–

6. táblázat. A közép-ázsiai tulipánfajok fejlődési ritmusai, Kijevben

Fajok	március	április	május	június	A virágzás tartama/nap
<i>Tulipa praestans</i>	vvvvvv vvvvvv	vvvbbb vivitvtv	itvieve vvvvvvv	vv	19
<i>T. turkestanica</i>	vvvvvvv bbbbbb	bbvvvvv tvtvtv	tvevevev vvvvvv		33
<i>T. kaufmanniana</i>		vvvbbb tvtvtv	vvv		9
<i>T. dubia</i>	vv	vvbbb vvvvv	tvtvtvevev vvvv		19
<i>T. tarda</i>		vvvvbbb bbvvt	vtvtvevev vvvv		13
<i>T. kolpakovskiana</i>	vvvvv vvvv	vvbbb bbvvv	vvtvtv vevevvv		25
<i>T. ferganica</i>	vvvv vvvv	vvbbb bbbb	vtvtvtvev evvv	vvvvv	20
<i>T. micheliana</i>	vv	vvvvvv bbbb	bbvvvtvtv evevv	vvvv	22
<i>T. borszczowii</i>		vvvvvv bbbvv	vvtvtvtvtv evv	vvvvv	22
<i>T. greigi</i>	vvvv	vvvvv bbbb	bbvvvtvtv tvevv	vvvvv vvvv	24

7. táblázat. A közép-ázsiai korbácliliomfajok fejlődési ritmusai, Kijevben

Fajok	március	április	május	június	július	augusztus	A virágzás tartama/nap
<i>Eremurus lactiflorus</i>	vvvvv vvvvv	vvvvbb bbbbbb	bbvivitv tvevev	vvvv vvvv			16
<i>E. aitchisonii</i>		vvvvv vvvvv	vvbbb vivitvtv	evevvv vvvvv			21
<i>E. regelii</i>	vvvvv vvvvv	vvvvv vvvvv	vvbbvi vitvtvtv	tvevev vvvvv	vvvvv		28
<i>E. turkestanicus</i>	vvvvv vvvv	vvvvvv vvvv	vvbbvi vitvtvtv	vevevv tvvvv	vvvvv		28
<i>E. altaicus</i>		vvvvv vvvvv	vvvvbb bbvivi	vtvevv tvvvv	vvvv vvvv		13
<i>E. olgae</i>	v	vvvvv vvvvv	vvvvv vvvv	vbbbb bbvvivi	vivivi tvtvtvev	evev	42

Jelmagyarázat: v – virágzás előtti és utáni tengődés, b – bimbózás, vi – virágzás,
tv – tömeges virágzás, ev – elvirágzás.

2160; a *Halimodendron halodendron* – 3059; a *Colutea buhsei* – 4872; a *C. persica* – 5594; az *Astragalus sieversianus* – 76; a *Sorbus turkestanica* – 171 stb.

A fejlődési ritmus tanulmányozása is ezt bizonyítja (6., 7. táblázatok). Meg kell jegyezni, hogy azok a fajok, amelyek nem képesek fejlődésükben követni a helyi klímaritmust, a pusztulásnak vannak kitéve.

Egyedfejlődés

Az egyedfejlődés *ex situ* tanulmányozásának sokféle jelentősége van, így ezt a kérdést sem hagytuk figyelmen kívül. Összesen 44 családba tartozó, 334 fajnak tanulmányoztuk az egyedfejlődését. Itt csak egy fajnak szeretném bemutatni az ontogenezisét, a *Bignoniaceae* családhoz tartozó *Niedzwedzkia semiretschenskia* B. Fedtsch.-ét, annál is inkább, mert ez a faj bekerült Lucas & Syngé *IUCN Plant Red Data Book* (1976) című könyvébe. Továbbá azért is érdemes bemutatni (összehasonlítási célból), mert nem én voltam az egyedüli, aki tanulmányozta ennek a növénynek az egyedfejlődését. Ez egy félcserjés dísznövény, amely a Csu-Ili kőszivatagban nő az Anarhaj hegyen (12. ábra). B. A.



12. ábra

A *Niedzwedzkia semiretschenskia* B. Fedtsch. a Csu-Ili kőszivatagban,
az Anarhaj hegy lejtőjén

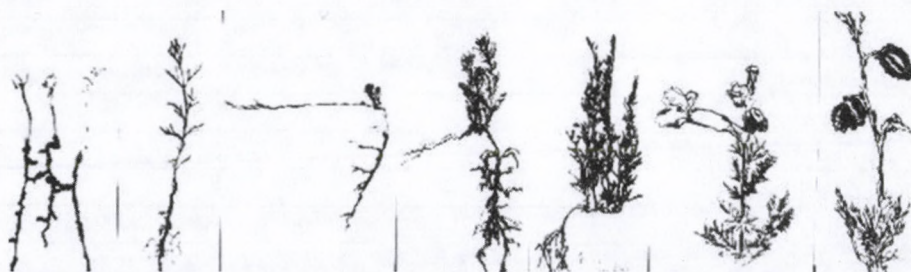
Bikov (1967) szerint a *Niedzwedzkia* egy közép-ázsiai paleogén szubtrópusi flórának relikturna, egyszersmind bennszülött (endemikus) faja.

B. A. Wintergoller (1976) szerint e faj fejlődési ciklusa kultúrában, öntözött területen, egyetlen nyár folyamán lezajlik. N. V. Ljasenko (szóbeli közlés) kint a természetben tanulmányozta e faj egyedfejlődését. Megállapította, hogy itt e faj példányai csak 7 év elteltével virágzanak. Kijev éghajlati körülményei között (locsolás nélkül) pedig már a második évben virágzott (Szikura, 1993) (13. ábra).

Biokémiai kutatásnak vetettük alá a *Rosa*, *Allium*, *Rumex*, *Pistacia*, *Berberis*, *Eremurus*, *Juniperus*, *Heracleum*, *Ferula*, *Ungernia* stb. genusok fajait. Kuttattuk a cserzőanyagok, éterolajok és komponenseik, az aszkorbinsav (C-vitamin), továbbá az alkaloidák, flavonok, cukrok, valamint a makro- és nyomelem-tartalmat.

Értékes anyagot kaptunk az *Eremurus* nemzetség biokémiai összetételéről. Ezt a kísérletet közösen végeztük a SZUTA Bach Kutatóintézetével és a SZUTA Központi Botanikus Kertjével.

A gyökerekből kivont anyagot mint emulgeátort alkalmazták a gyógyászatban (O. N. Ponomarjova, 1955). Még az '50-es években feltártak egy új poliszacharidot („eremuran”) az *Eremurus regelii* gyökérzetében (Sztyepanyenko, B. N., Ponomarjova, O. N., Afanaszjeva, E. M., Baszova, R. A., 1956). A gyökérzet nagy mennyiségű dextrint tartalmaz. A kiszáritott gyökérzetet porrá őrölték, és ragasztót készítettek belőle, még a középkorban, de napjainkban is. A várak és városok falainak építésénél alkalmazták. Azt írják, hogy birodalmak dőltek, népek pusztultak, de a falak még most is állnak, dacolva az idővel és az időjárással. Ezenkívül a levelekben különféle festőanyagok, C-vitamin, karotin is van. Vonzó dísznövények, és jó mézelők. Szárai még tüzelőnek is megfelelnek.



13. ábra

A *Niedzwedzkia semiretschenskia* B. Fedtsch. egyedfejlődése ex situ. (p – csíra; j – juvenil; im – immatur; v – virginil; g – generatív példányok)

Tehát tanulmányoztuk e genus fajainak [*E. regelii* Vved., *E. altaicus* (Pall.) Stev., *E. lactiflorus* O. Fedtsch., *E. fuscus* (O. Fedtsch.) Vved.] gyökérrendszerében levő, vízben oldható glukomannánok tartalmát a földrajzi származás, kultúra és az életkor szerint. Ez előtt pedig laboratóriumi kísérletek alapján (Scserbuhin és mások, 1972; Gladisev és mások, 1980) kimutatták a glukomannánok nem specifikus biológiai hatását a daganatok ellen is. E kí-

8. táblázat. A közép-ázsiai és kazahsztáni fajok honosításának eredménye származás szerint

Származási terület	A honosítás eredménye (darab / %)			Megjegyzés
	Sikeres honosítás	További kutatás szükséges	Sikertelen honosítás	
Kopet-dag	211/81	28/10	19/7	–
Nyugati Tien-san	266/88	30/9	6/1	Kuramin, Csatkal-hegygerincek
Északi Tien-san	150/87	17/9	4/2	Zailij, Dzsungar Alatau
Pamír-Alaj	146/67	55/25	16/7	Nyugat- és Kelet-Pamír, Alaj-gerinc
Balkán-tó vidéke	42/100	–	–	–
Kara-kum				
homoksivatag	38/76	–	12/24	–
Ili folyó völgye	15/94	–	1/6	–
Közép-Tien-san	8/89	1/11	–	Iszilkul, Terszkej-Alatau-hg.
Mogoltau	2	–	1	–
Kirgizszkij-Alatau	2	–	–	–
Turkesztáni-hegység	1	2	–	–
Badhiz	3	2	–	–
Kiss Balhanok	1	–	–	–
Nagy Balhanok	1	–	–	–
Aral-Kaszpi-vidék	1	–	–	–
Kugitangtau	1	–	–	–
Betpakdala	1	–	–	–
Szarev-tó	–	1	–	–
Összesen				
az 1029 fajból:	831/81	138/13	60/5	–

sérletek alapján kiderült, hogy az *Eremurus* nemzetség kb. 15 fajának gyakorlati felhasználása aktuálissá vált a gyógyászatban, különösen akkor, ha figyelembe vesszük azt a tényt, hogy az *eremuran* poliszacharid felhasználható vérpótló szer komponenseként is (Sztjepanyenko és mások, 1958).

Az elvégzett kísérlet eredményeiből kitűnik, hogy az *Eremerus* nemzetség fajainak áttelepítése északibb fekvésű területekre:

1. nem változtatja meg lényegesen az e fajokban levő glukomannánok bioszintézisét;

2. a jóddal való vegyi folyamat jellegzetes marad e poliszacharid mint tápanyagtartalék e fajok számára a természetben;

3. csak némileg változik az arány a monoszacharid komponensei között:

a) a kísérletbe bevont 4 faj közül 3 fajnak növekszik a mannóztartalma;

b) ezek a változások nem hatnak e fajok glukomannánok főbb fizikai és vegyi jellemzőire, ezért a gyakorlatban alkalmazhatók (Szikura, J., Afanaszjeva, E. M., Vlaszenko, E. J. és mások, 1991).

A közép-ázsiai és kazahsztáni flórák honosításának sikerét több oldalról is elemeztük. Vizsgáltuk a fajok *földrajzi eredetük szerint* (8. táblázat).

Például a Kopet-dag hegységből áttelepítettünk 258 fajt, amelyekből 211 bizonyult sikeresnek (81%), 28 fajt (10%) tovább kell tanulmányozni, és csak 19 (7%) faj esetében volt sikertelen a telepítés eredménye. A Nyugati Tien-san hegységből 302 fajt telepítettünk, amelyből 266 (88%) fajnak volt a telepítése sikeres, 30 (9%) fajt tovább szükséges tanulmányozni, és 6 (1%) fajnál volt sikertelen a telepítés stb. Tehát a földrajzi eredettől függően 1029 fajból 831 (81%) sikeresen lett áttelepítve Ukrajna területére, 138 (13%) faj igényel további tanulmányozást, és 60 (5%) faj telepítése volt sikertelen.

9. táblázat. A közép-ázsiai és kazahsztáni flóra fajainak telepítési eredményei életformánként

Életforma	A telepítés eredménye			Összesen (fajmennyiség)
	+ Darab/%	? Darab / %	- Darab / %	
Fák	41/88	4/8	2/4	47
Cserjék	97/71	23/16,5	17/12,5	137
Félcserjék	16/51	13/40	3/9	32
Kúszócserjék	5/100	—	—	5
Évelők	530/82,5	83/13,0	29/4,5	642*
Kétnyáriak	25/78,2	7/21,8	—	32
Egynyáriak	132/98,5	1/0,75	1/0,75	134

* Az évelők között 242 faj geofiton.

Jelmagyarázat: + sikeres telepítés; ? a tovább tanulmányozandó; - sikertelen telepítés;

A számlálóban levő számok a faj mennyiséget jelentik, a nevezőben levők a százalékot.

A telepítés eredménye függ az életformától is. Annak idején még A. N. Beketov (1870) jelezte a telepítés növekedési sikerét a következő sorrendben: fa–cserje–évelő–egynyári. Majd kb. 80–100 év múltán tűnnek fel újból közlemények (Avrorin, 1956; Andrejev, 1963; 1969; Golovkin, 1973 és mások), amelyekben az említett szerzők elemzik a világflórából és a Szovjetunió más vidékeiről a szubarktikus területre az életformától függően való áttelepítés sikereit.

Mi is elemeztük a telepítés sikerét az életformáktól függően (9. táblázat). Ebből látható, hogy 47 fajból 41 (88%) sikeresen telepített, a 137 cserjés fajból 97 (71%) szintén sikeresen telepített, a 642 évelőből 530 (82,5%) faj telepítése sikeres. Itt meg kell jegyezni, hogy az évelő fajok mennyiségéből 242 faj geofiton. Az életformák felosztásánál nemcsak a közismert C. Raunkiaert (1908) használtuk, hanem figyelembe vettük R. A. Rotovnak (1969), valamint N. T. Nyecsajeva és munkatársainak (1973) a sivatagi flórák életformáiról alkotott rendszereit. A sivatagi flórák fajainak telepítésénél R. Rotov rendszerezését alkalmaztuk.

Itt térnék ki egy érdekes kérdésre. Úgy tűnik, hogy az arid körülmények között élő növényfajoknak egységes életformájúaknak kell lennie. De e körülmények között sok faj eltérő tulajdonságra tett szert. Így például több faj leveti hajtásait, így tudja lényegesen csökkenteni a párologtató felületét. Ilyenek a *Calligonum* és a *Tamarix* nemzetség fajai. Tehát itt az ághullás közönséges jelenség. Kultúrában a *Tamarix* fajok nem vetik le ágait, mert nincs rájuk szükségük – elegendő a vízellátás. Egy másik alkalmazkodási forma az úgynevezett „zsarapokoj”, aszályidei nyugalmi időszak. Ez a nyugalom lehet konstitucionális, például a *Tulipa* genus fajainál, és lehet kényszerű, mint az *Allium caesium* Schrenknél vagy az *A. coeruleum* Pall.-nál, amelyek a kultúrában örökzöldek, tehát nem pihennek, hanem tengődnek. Az arid körülményekhez legjobban alkalmazkodtak a geofitonok és a terofitonok (egynyáriak). Ez utóbbi életforma a legjobb alkalmazkodási mód az extrém körülményekhez. Ezért a közép-ázsiai sivatagi növényzetnek több mint 60%-a egynyári (Nyecsajeva és mások, 1973). Persze az egynyáriak között vannak olyan fajok is, amelyeknek a növekedési ritmusa változik a kultúrában. Például az *Alyssum desertorum* Stapf a Kara-kum sivatagban gyakran már februárban virágzik, Kijevben csak júniusban – de ez nem jelent akadályt a faj sikeres termesztésében.

A telepítés sikere részben függ a faj növényövezeti elhelyezkedésétől is (16. táblázat). Például a 63 fajból, melyek az előhegységből származtak, sikeresen növekedett 50 (79%), és további tanulmányozást igényelt 13 (20%) faj. A középhegységi és montán övezetekből 106 fajt telepítettünk át, ame-



14. ábra. *Astragalus sieversianus*



15. ábra. *Iris korolkowi*



16. ábra. *Iris stolonifera*



17. ábra. *Korolkowia sewerzowi*

18. ábra. *Leontice alberti*19. ábra. *Allium altissimum*20. ábra. *Allium brachycephalum*21. ábra. *Fritillaria raddeana*

lyekből (81%) sikeresen növekedett, 15 (14%) fajt tovább kell tanulmányozni, és 5 (4%) fajnál sikertelen volt a telepítés. A havasi és alhavasi övezetből 46 fajt telepítettünk át, melyből 35 (76%) sikeresen növekedett, 4 (8%) fajjal további tanulmányokat kell folytatni, és 7 (15%) faj esetében sikertelen volt a telepítés.

A bennszülött, endemikus fajok konzervatív, maradi természetűek, ezért nehezen/nehezebben honosulnak meg, mint a nagy elterjedésűek (Baziljevskaja, 1964). Van néhány közlemény, amelyben beszámolnak endemikus fa-



22. ábra. *Ungernia ferganica*



23. ábra. *Crocus alatavicus*



24. ábra. *Crocus michelsonii*



25. ábra. *Eremurus lactiflorus*

26. ábra. *Eremurus regelii*27. ábra. *Juno magnifica*

jok sikeres honosításáról (Avrorin, 1956; Charkevics, 1966; Belolipov, 1974; Wintergoller, 1976; Krjukova és mások, 1980). A munkánk folyamán mi is telepítettünk közép-ázsiai bennszülött fajokat, összesen 353 fajt. Összegezve: 257 (72%) faj áttelepítése sikeres volt, 77 (21%) faj további tanulmányozása szükséges, és 19 (5%) faj esetében sikertelennek bizonyult a telepítés. Néhány endemikus faj, amelynek telepítése sikerrel járt: *Astragalus sieversianus* Pall. (14. ábra), *Polygonum hissaricum* Popov, *Iris alberti* Regel, *I. korolkowi* Regel (15. ábra), *I. stolonifera* Maxim. (16. ábra), *Korolkowia sewerzowii* Regel (17. ábra), *Leontice alberti* Regel (18. ábra), *Allium aflatunense* B. Fedtsch., *A. altissimum* Regel (19.

ábra), *A. christophii* Trautv. (20. ábra), *Rheum maximowiczii* Losinsk., *Rhinopetalum bucharicum* (Regel) Losinsk., *Fritillaria raddeana* Regel (21. ábra), *Tulipa alberti* Regel, *T. greigii* Regel, *Ungernia severtzovii* (Regel) B. Fedtsch, *U. ferganica* Vved. (22. ábra), *Ferula karatavica* Regel et Schmalh., *Corydalis popovii* Nevski, *Crocus alatavicus* Regel et Schmalh. (23. ábra), *C. michelsonii* B. Fedtsch. (24. ábra), *Rosa alaica* Juz., *R. hissarica* Slob., *Eremurus lactiflorus* O. Fedtsch. (25. ábra), *E. robustus* Regel, *E. regelii* Vved. (26. ábra), *Juno vicaria* (Vved.) Vved. (27. ábra). Olyan endemikus fajokat, mint *Smirnovia turkestanica* Bunge, *Pedicularis olgae* Regel, *P. schugnana* B. Fedtsch, és a *Calligonum* genus fajait nem sikerült meghonosítani.

Közép-Ázsia és Kazahsztán flóráinak értékelése honosítási célokból

M. G. Popov (1927) Közép-Ázsiát az ókori Földközi-tengerhez viszonyítja. A. L. Takhtadzsjan (1978) Közép-Ázsiát a holartikus növényvilág részének tekinti, kiváltva az Irán-turáni területet, amelyhez Közép-Ázsia területe is tartozik. Közép-Ázsia flórájára jellegzetes a magas nemzetség szintű és faji endemizmus N. I. Rubcov (1964). Példaként néhány endemikus genus: *Fumariola* (Papaveraceae), *Kughitangia* (Caryophyllaceae), *Physandra* (Chenopodiaceae), *Ikonnikovia* (Plumbaginaceae), *Ostrovskia* (Campanulaceae). A következő genusok sok endemikus fajt tartalmaznak: *Atraphaxis*, *Achillea*, *Artemisia*, *Jurinea*, *Tulipa*, *Allium*, *Iris*, *Euphorbia*, *Ferula*, *Onosma*, *Nepeta*, *Phlomis*, *Salvia*, *Stachys*. A turáni (Aralo-Kaszpi) és a turkesztáni flóraterületeken szintén különleges és gazdag endemizmus jellemző a következő családokra: Compositae, Umbelliferae, Boraginaceae, Cruciferae, Leguminosae, Labiatae, Liliaceae, Plumbaginaceae stb. Közép-Ázsia flórája tartalmazza a legtöbb növényfajt a volt Szovjetunió területén belül, az alábbi családokban: Plumbaginaceae (80% a Szovjetunió területéhez képest), Chenopodiaceae (78%), Polygonaceae (59%), Boraginaceae (56%), Leguminosae (55%), Umbelliferae (50%) stb.

A florisztikai spektrumok szemléletesen jellemzik az általános flóráképet, de ez a jellemzés nem mindig elegendő a növényhonosítás számára, azért, mert ezek a spektrumok nem nyújtanak kielégítő képet egy konkrét flóra haszonnövényeiről.

N. I. Rubcov (1964) számításai szerint Közép-Ázsia flórája több mint 100 endemikus nemzetséget és 1500 bennszülött fajt tartalmaz. A genu-

28. ábra. *Spiraeanthus schrenkianus*29. ábra. *Aflatunia ulmifolia*30. ábra. *Incarvillea olgaer*

sok között: *Spiraeanthus* (Rosaceae) (28. ábra), *Aflatunia* (Rosaceae) (29. ábra), *Albertia* (Umbelliferae), *Lipskya* (Umbelliferae), *Zeravschania* (Umbelliferae), *Mogoltavia* (Umbelliferae), *Incarvillea* (Bignoniaceae) (30. ábra), *Ostrovskia* (Campanulaceae) stb.

Honosítási célokból értékesek még most is a következő genusok: *Astragalus* (560 faj; Ukrajna flórájában 31); *Dianthus* 34 – 43; *Polygonum* 56 – 40; *Gagea* 47 – 17; *Iris* 19 – 15; *Atraphaxis* 17 – 2; *Rheum* 23 – 3; *Crataegus* 22 – 15; *Amygdalus* 12 – 2; *Cerasus* 11 – 4; *Cotoneaster* 30 – 2; *Potentilla* 58 – 30; *Corydalis* 37 – 5; *Adonis* 12 – 2, stb. Csak egy pél-

da: a szegfűfajokból kb. 20 hiányzik Ukrajna flórájából, tehát érdemes ezeket áttelepíteni.

Kutatásaink alapján a jövőben honosítási célból a következő közép-ázsiai régiókat javasoljuk:

1. A *Nyugati Tien-sant* (Karatau, Tallasz Alatau, az ugami, pszkemszki, csatkali és a kuramini hegygerinceket).

2. A *Pamír-Alajt* (Turkesztáni, Zeravsáni, Gisszár és az Alaj hegygerinceket).

3. A *Turáni-alföldet*: a) löszsivatagok: Taskent, Szamarkand, Buhara környékén; b) homoksivatagok: Kara-kum, Kizil-kum, Mujun-kum.

4. A *Türkmen-Horászán hegycsoport* (Kopet-dag, a Parapamiz és a Badhiz előhegységei).

5. Az *Északi Tien-san* (Zailijszkij és a Dzsungár-Alatau, a Csu-Ili hegység).

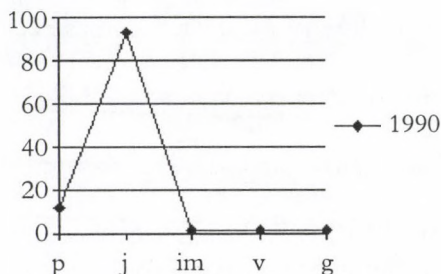
A növényhonosítás szoros kapcsolatban áll a természetes flóra génállományainak és a fajok sokféleségének (biodiverzitás) feltárásával és megvédésével. Figyelembe véve ezt a tényt, az évek során párhuzamosan ezekkel a kérdésekkel is foglalkoztunk. Amíg az UNTA M. M. Grisko Nemzeti Botanikus Kertjének voltam a munkatársa, addig ott, majd 1993-tól az UNTA Génsebézési és Sejtbiológiai Kutatóintézetében.

Fentebb már szó esett az endemikus fajokról, ezeken kívül kultúrába vontuk a reliktum, ritka, védett, jellegzetes növényeket és több haszonnövénycsoportnak a fajait, mivel ezek is védelemre szorulnak. Közismertek e csoportoknak védekezési módszerei, ezért most erre nem térek ki.

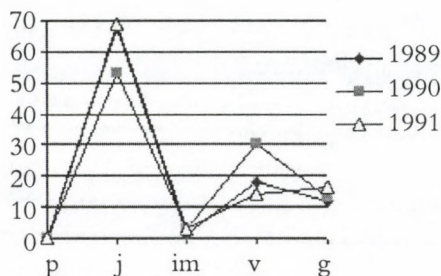
Eddig a növényhonosítással főként szervezeti szinten foglalkoztak, begyűjtötték valamely faj magját, esetleg részeit vagy szerveit, és átszállították más tájakra, földrészekre, és ágyásokban, üvegházakban termesztették.

Mi kezdettől fogva mesterséges flóraterritumon végeztük a növényhonosítási kísérleteket. A telepített (honosított) fajpopulációkban nem tanulmányoztuk azokat a kérdéseket, amelyeket a természetes populációkban szokás (a pánmixiót, részben a populáció dinamikáját stb.), viszont annál több figyelmet fordítottunk a populáció terjedési sajátosságára (a disszemináció) és a korcsoportok összetételére (ez a populáció belső struktúrájának egyike), mert ezek a mutatók pontosan jellemzik a mesterséges populációk állapotát, életerejét (vitalitását). A mesterséges fajpopuláció valamely természetes növénytársulásnak része, ivaros vagy ivartalan úton létrehozva (Szikura, 1982).

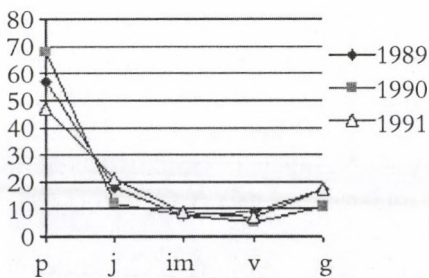
Az UNTA N. N. Grisko Botanikus Kert növényföldrajzi területein már több mint 30 éve léteznek ezek az önszabályozó mesterséges fajpopulációk, különböző növényföldrajzi flóraterritumokat különböző mennyiségű fajjal jelenítve meg, összesen több mint 100 faj.



31. ábra. Az *Allium coeruleum* telepített populációjának korcsoportjai



32. ábra. Az *Allium victorialis* mesterséges fajpopulációjának korcsoportjai



33. ábra. A *Corydalis caucasica* mesterséges fajpopulációjának korcsoportjai



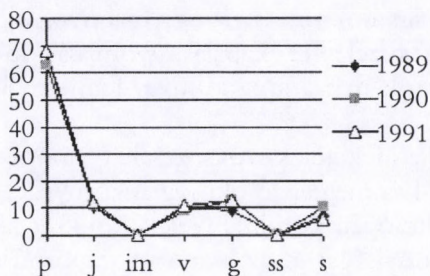
34. ábra. A *Pachyphragma macrophylla* mesterséges fajpopulációjának részlete

Akkor most szemléljük meg néhány betelepített, különböző származású fajpopulációt!

Az *Allium coeruleum* Pall. 1961-ben lett betelepítve a Talgar-hegyszorostól (Zailijszkij Alatau). Erőteljesen szaporodik ivarosán és ivartalanul is, új területet hódítva meg. A populáció teljes, mert képviselve van benne az összes korcsoport, a csíranövények, a juvenilis, az immatur, a virginil és a generatív növények. Közöttük legtöbb a juvenilis példány, kb. 90% (31. ábra), tehát ez egy fejlődő, erősödő populáció.

Az *Allium victorialis* L. egy eurázsiai faj, mely a Kaukázusból lett betelepítve 1962-ben. A mesterséges kaukázusi flóraterületen nő a *Fagus orientalis* Lipsky-„erdő” lombjai alatt. Ez a telepített fajpopuláció nem teljes, hiányoznak a csíranövények, de ez a faj ivartalanul erőteljesen szaporodik (32. ábra).

A *Corydalis caucasica* DC. a Kaukázusról lett betelepítve 1962-ben. Erőteljesen ivarosán szaporodik, a magvakat a hangyák hordják szerteszét, és így hódít újabb területeket. E telepített populáció teljes, itt képviselve van minden korcsoport. A csíranövények száma három év elteltével 40%-ról



35. ábra. A *Pacyphragma macrophylla* mesterséges fajpopulációjának korcsoportjai

70%-ra gyarapodott. A generatív példányok mennyisége növekedési tendenciát mutat (33. ábra).

A *Pachyphragma macrophylla* (Hoffm.) N. Busch példányai a lago-dechi rezervátumból lettek áttelepítve 1962-ben (34. ábra). A kultúrában erőteljesen szaporodik ivaroson és ivartalanul. Terjedő telepített populáció, amelyben képviselve van az összes korcsoport, még az öregedők és az öregek is (35. ábra). Hatvan százalék felett van a csíranövények száma, tehát az öregedő és az öreg példányok nem veszélyeztetik a populáció fennmaradását. Értékes talajtakaró növény a parkokban, kertekben.

A *Tulipa praestans* Hoogot a Nyugati Tien-sanból (Kuramin-hegygerinc) telepítettük át 1962-ben. Ritkán virágzik (az árnyékolás miatt), de ivartalanul erőteljesen szaporodik (36. ábra). Értékes kora tavaszi dísnövény.

Az ábrákon (31., 32., 33., 35.) látható, hogy a bemutatott fajpopulációk jó/elégséges állapotban vannak, és ez a kisegítő módszer megfelel az endemikus, reliktrum és ritka fajok megvédésére.

Részben tanulmányoztuk a fajpopulációk dinamikáját (terjedését). Hogy a faj példányai terjednek (anemochoriával, hidrochoriával, ballisztikusan stb.), és újabb területeket hódítanak meg, ez nem kétséges. Ezt jól illusztrálja pl. a *Leontice alberti*, amelynek magjait a hangyák hurcolják szerte az „anyanövényekről”.

Tehát a fajpopulációk létesítése alapján bebizonyosodott, hogy a mesterséges növényföldrajzi területeken sikeresen lehet növényi gyűjteményeket



36. ábra. A *Tulipa praestans* mesterséges populációjának részlete

létesíteni, és sokkal olcsóbban, mint az ágyásokban, mert egy bizonyos idő elteltével nincs szükség a gyűjtemények kezelésére (kapálás, gyomlálás, locsolás, magzedés stb.). Ezek a populációk már automatikusan fenntartják önmagukat.

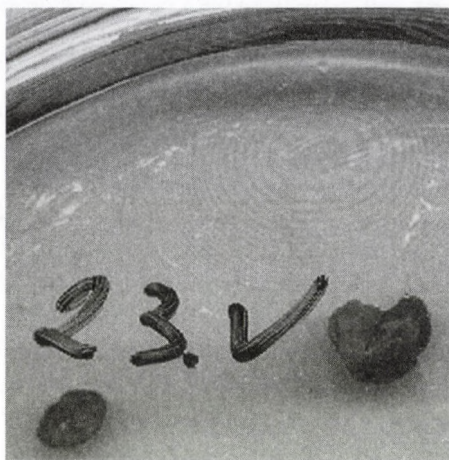
Ehhez még csak annyit, hogy milyen előfeltételek szükségesek a fajpopuláció létrehozásához? Nézetünk szerint: 1. a megfelelő ökológiai környezetnek (niche) a jelenléte; 2. megfelelő ökológiai körülmények a konkrét faj számára; 3. a diaszpórák megfelelő mennyisége; 4. az ivartalan szaporodás magas mutatója; 5. a diaszpórák terjedésének megfelelő gyorsasága; 6. az önmaghullás képessége; 7. a magas konkurencia képessége; 8. megbomlott növényi társulások stb.

Most kitérünk még egy védelmi módszerre: a biokonzervációra

Tartósítani lehet *ex situ* (*in vitro*), mag formában és kalluszkultúrában. Az utóbbi kettőt mi is alkalmaztuk.

Számos expedíció során alkalmunk nyílt a maggyűjtésre, nemcsak a botanikus kertek gyűjteményeiből, de a természetben is. A begyűjtött magok alapján intézetünkben létesítettünk egy magbankot hosszú távú tárolással, hűtőszekrényekben $0^{\circ} - +2^{\circ}\text{C}$ -nál (Szikura J., Szikura A. J., 2000). Tapasztalatunk szerint úgy tűnik, hogy ez a hőmérséklet megfelel a céloknak, bár vannak más ajánlások is.

Csak egy példa: 1961 őszén Közép-Ázsiában kutató-gyűjtő expedícióban vettem részt. A begyűjtött magok egy részét nem vetettem el, meghagytam és laboratóriumi körülmények között tároltam 2001-ig. A magok MS mesterséges tápanyagra voltak vetve, 60 nap hűtőszekrény, utána termálhelyiség. Sok fajnak a magvai kicsíráztak, közöttük az *Astragalus sieversianus* is (37. ábra).



37. ábra. Az *Astragalus sieversianus* magja csírázik (jobbaldalt) 40 évi tárolás után

Magbank

Intézetünk magbankja 4039 faj példányát tartalmazza, melyek 965 genushoz és 164 családhoz tartoznak.

A magbank a következő nemzetségeket tartalmazza a fajszaám megjelölésével: *Abies* – 5, *Acacia* – 42, *Acanthocephalus* – 1, *Acantholimon* – 2, *Acanthopanax* – 1, *Acanthus* – 3, *Acer* – 15, *Achillea* – 24, *Achnatherum* – 1, *Actinidia* – 3, *Achyrophorus* – 1, *Acinis* – 2, *Acomastylis* – 1, *Aconitum* – 21, *Actaea* – 5, *Adenophora* – 3, *Adenostyles* – 3, *Adonis* – 6, *Aegilops* – 1, *Aeginetia* – 1, *Aethionema* – 1, *Aethusa* – 1, *Agaloma* – 1, *Agastache* – 3, *Ageratum* – 1, *Agremone* – 1, *Agrimonia* – 8, *Agropyron* – 3, *Agrostema* – 3, *Ajania* – 1, *Ajuga* – 2, *Akebia* – 2, *Albizzia* – 2, *Alcea* – 1, *Alchemilla* – 8, *Alfredia* – 3, *Alkanna* – 1, *Alliaria* – 2, *Allium* – 109, *Alyssum* – 6, *Alnus* – 9, *Alonsoa* – 1, *Alopecurus* – 2, *Alpinia* – 3, *Altsonia* – 1, *Alstroemeria* – 1, *Althaea* – 6, *Alyssoides* – 3, *Amaranthus* – 6, *Amelanchier* – 4, *Ammi* – 4, *Ammophila* – 1, *Amorpha* – 3, *Ampelopsis* – 2, *Amygdalus* – 1, *Anacampteros* – 2, *Anagallis* – 2, *Anaphalis* – 1, *Andromeda* – 1, *Androsace* – 1, *Andryala* – 1, *Anemia* – 1, *Anemone* – 24, *Anemonastrum* – 3, *Anemonoides* – 2, *Angelica* – 4, *Anthennora* – 6, *Anthemis* – 5, *Anthericum* – 2, *Anthriscus* – 2, *Anthyllis* – 2, *Antirrhinum* – 3, *Apera* – 1, *Apium* – 3, *Aptenia* – 1, *Aquilegia* – 35, *Arabis* – 9, *Aralia* – 7, *Arctium* – 3, *Arctostaphylos* – 1, *Arctotis* – 1, *Ardisia* – 5, *Arenaria* – 3, *Argemone* – 1, *Argyranthemum* – 1, *Aristea* – 1, *Aristolochia* – 5, *Armeniaca* – 1, *Armeria* – 8, *Arnica* – 5, *Aronia* – 1, *Arrenatherum* – 1, *Artemisia* – 9, *Arum* – 1, *Aruncus* – 7, *Asarina* – 2, *Asarum* – 1, *Asclepias* – 3, *Asimina* – 1, *Asparagus* – 4, *Asperula* – 6, *Asphodeline* – 6, *Aster* – 23, *Astilbe* – 2, *Astilboides* – 1, *Astragalus* – 20, *Astrantia* – 2, *Astrophytum* – 1, *Asyneuma* – 2, *Athamanta* – 1, *Atriplex* – 8, *Atropa* – 6, *Aurinia* – 3, *Avena* – 1, *Azorina* – 1, *Baccharis* – 1, *Ballota* – 1, *Bartsia* – 2, *Basella* – 2, *Batrachium* – 1, *Beaumontia* – 1, *Begonia* – 2, *Belamcanda* – 2, *Bellardia* – 2, *Bellevia* – 2, *Bennetia* – 1, *Bensoniella* – 1, *Berberis* – 15, *Bergenia* – 6, *Berula* – 2, *Betonica* – 9, *Betula* – 34, *Bidens* – 9, *Biebersteinia* – 2, *Bifora* – 1, *Bilbergia* – 3, *Bilderdykia* – 1, *Biscutella* – 3, *Bistorta* – 1, *Blackstonia* – 2, *Blumenbachia* – 1, *Bocconia* – 2, *Boehmeria* – 1, *Boenninghausenia* – 1, *Borago* – 2, *Boschniakia* – 1, *Bouteloua* – 1, *Bowiea* – 1, *Boykinia* – 1, *Brassica* – 7, *Brineura* – 1, *Briza* – 1, *Bromopsis* – 4, *Bromus* – 3, *Browallia* – 3, *Bryonia* – 3, *Buddleia* – 1, *Buglossoides* – 1, *Bunias* – 3, *Bunium* – 1, *Bupleurum* – 4, *Butomus* – 1, *Buxus* – 1, *Cacalia* – 3, *Cachrys* – 1, *Caesalpinia* – 1, *Caio-*

phora – 1, Cakile – 3, Calamagrostis – 3, Calendula – 9, Calicotome – 1, Calla – 1, Callianthemum – 1, Calliocarpa – 4, Callistemon – 1, Calluna – 1, Caltha – 1, Camassia – 1, Campanula – 53, Canna – 5, Capparis – 2, Capsicum – 3, Caragana – 6, Cardamine – 3, Cardiocrinum – 2, Carduus – 1, Carex – 21, Carlina – 4, Carmichaelia – 1, Carpinus – 2, Carthamnus – 2, Carum – 2, Cassia – 2, Cassiope – 1, Catalpa – 5, Cataranche – 5, Caulophyllum – 1, Caylusea – 1, Ceanotus – 1, Celosia – 3, Celtis – 3, Centaurea – 35, Centaurium – 4, Centranthus – 4, Cephalaria – 5, Cephalotaxus – 1, Cerastium – 2, Cerasus – 3, Cercidiphyllum – 1, Cercis – 2, Cerinte – 1, Ceterach – 1, Chaerophyllum – 5, Chamaedaphne – 1, Chamaemelum – 1, Chamaespartium – 1, Chamomilla – 1, Chamordus – 1, Chartolepis – 1, Chelidonium – 3, Chelone – 1, Chenopodium – 2, Chimaphila – 2, Chirita – 1, Chrysanthemum – 3, Cicer – 1, Cicerbita – 2, Cichorium – 4, Cicuta – 1, Cimicifuga – 4, Cipadessa – 1, Circaea – 2, Cirsium – 1, Cistus – 4, Citrullus – 1, Cladium – 2, Clematis – 22, Clementsia – 1, Clemisia – 1, Clinopodium – 1, Clintonia – 2, Cneorum – 1, Cnicus – 1, Coccoloba – 1, Cocculus – 2, Cochlearia – 2, Codonopsis – 3, Coeloglossum – 1, Coix – 2, Colchicum – 1, Collinsia – 1, Collomia – 1, Coluria – 1, Colutea – 5, Comarum – 1, Conioselinum – 1, Conium – 5, Consolida – 2, Convallaria – 3, Convolvulus – 4, Conyza – 2, Coptis – 1, Corchoropsis – 1, Corchorus – 1, Cordaria – 1, Coreopsis – 1, Corethrogyne – 1, Coriandrum – 2, Coris – 1, Cornus – 16, Coronaria – 1, Coronilla – 7, Corrigiola – 1, Cortusa – 1, Corydalis – 6, Corynephorus – 1, Cosmos – 1, Cotinus – 1, Cotoneaster – 67, Cotula – 1, Cousinia – 10, Crambe – 14, Crataegus – 28, Crepis – 1, Crinitaria – 1, Crocus – 6, Crossandra – 1, Crucianella – 1, Cuminum – 1, Cuphea – 3, Cupressus – 1, Cyclamen – 1, Cynara – 1, Cynoglossum – 5, Cynosurus – 2, Cyperus – 3, Cyphomandra – 1, Cytisus – 1, Daboecia – 1, Dactylaena – 1, Dactylis – 3, Dahlia – 3, Datisca – 3, Datura – 8, Daucus – 3, Debregeasia – 1, Decadon – 1, Delosperma – 1, Delphinium – 16, Dendranthema – 4, Dendromecon – 1, Dennstaedtia – 1, Deschampsia – 1, Deutzia – 12, Dianella – 1, Dianthus – 44, Diapensia – 1, Diascia – 1, Dicranostigma – 1, Dictamnus – 4, Dierania – 1, Diervilla – 2, Dietes – 1, Digitalis – 24, Digitaria – 1, Dimorphotheca – 1, Dioscorea – 4, Diospyros – 2, Diphasiastrum – 2, Diplotaxis – 1, Dipsacus – 8, Distichoselinum – 1, Dodecatheon – 1, Dilichos – 1, Doodia – 1, Doronicum – 15, Draba – 5, Dracaena – 1, Dracocephalum – 7, Dryas – 4, Dryopteris – 1, Eccremocarpus – 1, Echinacea – 8, Echinocystis – 1, Echinops – 6, Echium – 3, Ehretia – 1, Elaeagnus – 3, Eleutherococcus, Elsholtzia – 1, Elymus – 4, Elytrigia – 5, Emilia – 1, Enkianthus – 2, Ephedra – 2, Epipactis – 5, Eranthis –

2, Eremostachys – 8, Eremurus – 13, Erica – 1, Erigeron – 8, Eriophorum – 1, Erophila – 1, Eryngium – 6, Eucommia – 2, Euonymus – 12, Eupatorium – 6, Euphorbia – 14, Euphrasia – 2, Evax – 2, Evodia – 2, Faba – 1, Fatsia – 1, Feijoa – 1, Felicia – 1, Ferula – 11, Festuca – 18, Fibigia – 1, Filago – 1, Filipendula – 6, Firmiana – 1, Foeniculum – 4, Fontanesia – 1, Forsythia – 4, Fothergilla – 1, Frasera – 1, Fraxinus – 9, Freesia – 1, Fremontodendron – 1, Fritillaria – 13, Fumaria – 1, Galactites – 1, Galanthus – 2, Galega – 9, Galeopsis – 1, Galinsoga – 1, Galium – 7, Galtonia – 1, Gardenia – 1, Gasteria – 4, Gastrolychnia – 1, Gaultheria – 1, Gaura – 1, Gazania – 1, Genista – 5, Genistella – 1, Geranium – 18, Geum – 12, Gilia – 2, Gillenia – 1, Gladiolus – 7, Gleditschia – 5, Globularia – 7, Glottiphyllum – 7, Glycine – 1, Glycyrrhiza – 6, Gnaphalium – 1, Gomphocarpus – 1, Gomphrena – 1, Goniolimon – 1, Grindelia – 1, Grossheimia – 2, Grossularia – 1, Guixotia – 1, Gymnadenia – 1, Gypsophila – 6, Haberlea – 1, Halesia – 1, Hamelia – 1, Haplopappus – 1, Hedeoma – 1, Hedera – 1, Hedyotis – 1, Hedysarum – 7, Helenium – 3, Helianthemum – 7, Helichrysum – 5, Heliopsis – 1, Heliotropium – 1, Helleborus – 4, Hemerocallis – 5, Hemiptelea – 1, Heracleum – 11, Herbertia – 1, Herniaria – 1, Hesperis – 4, Heteropappus – 1, Heuchera – 1, Hibiscus – 5, Hieracium – 10, Hippobroma – 1, Hippocrepis – 1, Holcus – 1, Holodiscus – 1, Hordeum – 1, Horminium – 1, Hosta – 7, Hugneuninia – 2, Hutchinsia – 1, Hyacinthella – 2, Hyacinthoides – 3, Hyacinthus – 1, Hydrangea – 4, Hymenanthera – 1, Hyosciamus – 2, Hypericum – 35, Hypochoeris – 4, Hysopos – 5, Hystrix – 1, Iberis – 1, Impatiens – 2, Incarvillea – 4, Indigofera – 2, Indineesiella – 1, Inula – 22, Ipomaea – 2, Irinia – 1, Iris – 57, Isatis – 4, Ixiolirion – 4, Ixoca – 1, Jasminum – 2, Juncus – 2, Juniperus – 3, Juno – 11, Jurinea – 6, Kalimeris – 1, Kalmia – 5, Kalopanax – 1, Kennedya – 1, Kickxia – 1, Kitaibelia – 1, Koeleria – 2, Koelreuteria – 3, Kolkwitzia – 1, Korolkowia – 3, Laburnum – 2, Lactuca – 1, Lagerstroemia – 1, Lagochilus – 2, Lagonychium – 1, Lagotis – 1, Lallelantia – 1, Lantana – 2, Lepeyrosia – 2, Lapoitea – 2, Lapsana – 1, Larix – 2, Laserpitium – 1, Lathrea – 1, Lathyrus – 9, Laurus – 1, Lavandula – 4, Lavatera – 7, Ledum – 1, Legousia – 2, Lens – 1, Leontopodium – 5, Leonurus – 4, Leopoldia – 3, Lepidium – 2, Lepidolopha – 4, Lepidolopsis – 1, Lespedeza – 1, Leucanthemum – 4, Leucojum – 3, Leucorchis – 1, Levisticum – 4, Leymus – 1, Liatris – 1, Libertia – 1, Ligularia – 8, Ligustrum – 9, Lilium – 7, Limodorum – 1, Limonium – 3, Linaria – 10, Lindelofia – 1, Lincheimeria – 1, Linosyris – 1, Linum – 5, Liriodendron – 1, Lithops – 1, Loasa – 1, Lolium – 1, Lomatocarpa – 1, Lonas – 1, Lonicera – 41, Lophanthus – 1, Lotus – 2,

Ludwigia – 1, Luffa – 2, Lunaria – 5, Lupinus – 6, Luzula – 3, Lychnis – 7, Lycium – 4, Lysimachia – 5, Macleata – 1, Macleaya – 1, Madia – 1, Mahonia – 3, Maianthemum – 2, Majorana – 1, Malope – 2, Malus – 24, Malva – 6, Malvaviscus – 1, Mandevilla – 1, Mandragora – 1, Manihot – 1, Matricaria – 3, Matthiola – 1, Meconopsis – 2, Medicago – 3, Megacarpaea – 2, Melaleuca – 1, Melia – 3, Melilotus – 7, Melissa – 3, Melissitus – 1, Melochia – 1, Mentha – 5, Mespilus – 1, Mitchauxia – 1, Mimulus – 1, Minuartia – 2, Mirabilis – 1, Misopates – 1, Michella – 1, Moehringia – 1, Molinia – 1, Molucella – 1, Monarda – 2, Moneses – 1, Monotropa – 1, Montia – 1, Morina – 2, Morus – 1, Muehlenbeckia – 1, Murbeckiella – 1, Musa – 1, Muscari – 10, Muscarinia – 1, Mycelis – 1, Myoporum – 2, Myosotis – 3, Myrica – 4, Myrrhis – 4, Myrsine – 1, Myrtus – 1, Nandina – 1, Narcissus – 3, Nardus – 1, Narthecium – 2, Nasturtium – 1, Nelumbo – 1, Nemesia – 1, Neomarica – 3, Neottia – 1, Nepeta – 7, Nerium – 2, Nicandra – 2, Nicotiana – 5, Niedzwedzkia – 1, Nierenbergia – 1, Nigella – 4, Nolana – 2, Nonea – 1, Oberna – 2, Ochna – 1, Ocimum – 2, Oenanthe – 3, Omalotheca – 3, Onobrychis – 5, Ononis – 2, Onopordon – 2, Onosma – 2, Opopanax – 1, Opuntia – 1, Orchis – 4, Origanum – 5, Ornithogalum – 15, Ornithopus – 1, Orobanche – 5, Orthilia – 1, Ortochloa – 1, Oryza – 1, Osmorhiza – 2, Osmunda – 1 (spora), Otostegia – 1, Oxalis – 1, Oxydendrum – 1, Oxypolis – 1, Oxyria – 1, Oxytropis – 4, Pachypleurum – 1, Padellus – 1, Paeonia – 15, Palafoxia – 1, Palisota – 1, Pallenis – 1, Papaver – 30, Parageum – 2, Parietaria – 2, Paris – 1, Parmentiera – 1, Parnassia – 1, Paronychia – 1, Parthenocissus – 2, Paspalum – 1, Passiflora – 2, Pastinaca – 3, Pedicularis – 4, Peganum – 2, Peltaria – 1, Peltoboykinia – 1, Pennisetum – 3, Penstemon – 2, Pentaphylloides – 1, Penthorum – 1, Periploca – 1, Petroselinum – 2, Petteria – 1, Petunia – 1, Phalaris – 1, Phalaroides – 1, Pharbitis – 4, Phellodendron – 1, Philadelphia – 17, Phleum – 4, Phlomis – 11, Phlox – 1, Phygelius – 1, Phyllitis – 2 (spora), Physalis – 9, Physocarpus – 5, Physocaulis – 1, Physochlaina – 1, Phyteuma – 3, Phytolacca – 5, Picea – 1, Picris – 2, Pieris – 2, Pimpinella – 3, Pinus – 10, Piptatherum – 1, Pistacia – 1, Pittosporum – 3, Plantago – 34, Platycarya – 1, Platycladus – 2, Platycodon – 2, Poa – 8, Podophyllum – 1, Polanisia – 2, Polemonium – 11, Polyanthus – 1, Polychrysum – 2, Polygonum – 14, Poncirus – 1, Popoviolimon – 1, Portulaca – 6, Potamogeton – 2, Potentilla – 28, Poterium – 3, Prangos – 6, Prasium – 1, Primula – 35, Prinsepia – 2, Proboscidea – 1, Prunella – 2, Prunus – 4, Pseudohandelia – 1, Pseudomuscari – 1, Pseudotsuga – 1, Psidium – 1, Psychotria – 1, Ptelea – 1, Pterocarya – 4, Pterospora – 1, Pterostyrax – 1, Pueraria – 1, Pulicaria – 1, Pulsatilla – 12, Punica –

1, Puschkinia – 1, Pyracantha – 2, Pyrethrum – 21, Pyrola – 1, Pyrus – 5, Quamoclit – 4, Quercus – 1, Quillaja – 1, Ranunculus – 26, Raphanus – 2, Rapistrum – 1, Ratibida – 1, Rauwolfia – 2, Rebutia – 1, Reichardia – 2, Reseda – 6, Rhamnus – 12, Rhaponticum – 3, Rheum – 20, Rhinanthus – 2, Rhinopetalum – 3, Rhipsalis – 3, Rhodiola – 4, Rhododendron – 16, Rhodotipus – 1, Rhus – 5, Rhynchosia – 1, Riadenum – 1, Ribes – 3, Ricinus – 1, Robinia – 1, Roemeria – 1, Rosa – 25, Rubia – 2, Rudbeckia – 2, Ruellia – 2, Rumex – 24, Ruscus – 1, Ruta – 5, Saccharum – 1, Salsola – 2, Salvatore – 1, Salvia – 30, Sambucus – 17, Samolus – 4, Sanguisorba – 5, Sanicula – 2, Santana – 1, Saponaria – 4, Sarothamnus – 1, Satureja – 1, Saussurea – 1, Saxifraga – 28, Scabiosa – 8, Scandix – 3, Schivereckia – 2, Schrenkia – 1, Scilla – 10, Scopolia – 1, Scorzonera – 6, Scrophularia – 7, Scutellaria – 19, Secale – 1, Securinega – 2, Sedum – 20, Semenovia – 1, Sempervivum – 1, Senecio – 14, Serratula – 6, Secanum – 2, Sesbania – 1, Seseli – 10, Sesleria – 2, Setaria – 1, Sibiraea – 2, Sideritis – 1, Sieglingia – 2, Silaum – 1, Silene – 19, Silybum – 4, Sinningia – 1, Sison – 1, Sisymbrium – 3, Sium – 1, Smilacina – 1, Smyrnium – 1, Soja – 1, Solanum – 21, Solidago – 4, Sorbaria – 8, Sorbus – 11, Sorghum – 5, Spartium – 3, Spargula – 2, Spergularia – 1, Spinacia – 1, Spiraea – 57, Sporobolus – 1, Stachys – 9, Staphylea – 3, Stellaria – 2, Stipa – 8, Streptocarpus – 6, Streptopus – 1, Stubendorffia – 1, Styphnolobium – 2, Succisa – 1, Sutherlandia – 1, Swertia – 1, Swida – 3, Symphoricarpos – 1, Symphyandra – 2, Symphytum – 2, Syringa – 9, Tagetes – 2, Taraxacum – 3, Taxus – 4, Teesdalia – 2, Telekia – 1, Tetradium – 1, Tetragonia – 1, Tetragonolobus – 1, Tetranema – 1, Teucrium – 4, Thalia – 1, Thalictrum – 3, Thea – 1, Thermopsis – 4, Thevetia – 1, Thlaspi – 1, Thrincia – 1, Thuja – 6, Thymus – 5, Tiarella – 1, Tigridia – 1, Tilia – 3, Tithonia – 1, Tofieldia – 3, Tolpis – 1, Torenia – 1, Torilis – 1, Trichodesma – 3, Tricyrtis – 3, Trifolium – 15, Trigonella – 4, Trillium – 3, Triosteum – 1, Tripleurospermum – 1, Tripolium – 3, Trollius – 13, Trommsdorffia – 1, Tulipa – 25, Tunica – 1, Uebelmannia – 1, Umbilicus – 1, Ungernia – 4, Urtica – 5, Vaccaria – 1, Vaccinium – 5, Valeriana – 14, Valerianella – 3, Vella – 1, Venidium – 1, Veratrum – 5, Verbascum – 7, Verbena – 2, Verbesina – 1, Veronica – 21, Vestia – 1.

A magbankban különböző haszonnövénycsoportokat tárolunk: dísz-, takarmány-, táplálék-, festék-, rovarölő (inszekticid), éterolaj-tartalmú-, gyógy-, gyantatartalmú stb. növények, mind-mind értékes genetikai anyag növénykeresztelési célokra. Ezeken kívül különböző spontán flórák endemikus, reliktum, ritka és védett növényfajait. Ezt a magkincset tudományos célokra is föl lehet használni, így illusztrált atlasz megírásához (vesz-

tegzár: külső, belső, állattenyésztés, ügyészet, élelmiszeripar és nem utolsósorban tudományos: rendszer- és fejlődéstan, oktatás stb.).

Bank *in vitro* (kalluszkultúra)

Párhuzamosan már a fentebb említett genusok fajait kalluszkultúrában is tároltuk. Itt kb. 2000 fajpéldányt tárolunk, amelyek 595 nemzetségbe és 104 családba tartoznak. Némely nemzetség nevét azért sorolom fel, mert a fajok száma különbözik: *Acacia* – 10, *Achillea* – 8, *Allium* – 27, *Anthemis* – 5, *Aquilegia* – 5, *Arabis* – 6, *Arnica* – 4, *Artemisia* – 5, *Aster* – 9, *Astragalus* – 10, *Atriplex* – 3, *Atropa* – 5, *Berberis* – 13, *Bergenia* – 3, *Betonica* – 3, *Betula* – 11, *Brassica* – 7, *Calendula* – 3, *Callicarpa* – 4, *Campanula* – 32, *Caragana* – 5, *Carex* – 5, *Catalpa* – 3, *Centaurea* – 18, *Cephalophyllum* – 4, *Colutea* – 3, *Coronilla* – 4, *Corydalis* – 12, *Cotoneaster* – 8, *Crassula* – 7, *Crotalaria* – 4, *Datura* – 4, *Daucus* – 3, *Dianthus* – 27, *Dicentra* – 3, *Digitalis* – 11, *Dimorphotecta* – 5, *Dioscorea* – 3, *Doronicum* – 4, *Dracocephalum* – 3, *Drosanthemum* – 9, *Echinacea* – 3, *Echinops* – 4, *Elymus* – 3, *Erica* – 9, *Erigeron* – 4, *Eschscholzia* – 8, *Felicia* – 4, *Festuca* – 8, *Ficus* – 2, *Fumaria* – 6, *Galega* – 7, *Gentiana* – 13, *Geranium* – 3, *Geum* – 5, *Gladialus* – 4, *Glycyrrhiza* – 5, *Hedysarum* – 4, *Helichrysum* – 5, *Hibiscus* – 4, *Hieracium* – 10, *Hypericum* – 15, *Hypochoeris* – 4, *Hyssopus* – 3, *Incarvillea* – 3, *Inula* – 7, *Iris* – 12, *Ixiolirion*, *Kalanchoe* – 5, *Lampranthus* – 7, *Lathyrus* – 3, *Lavandula* – 5, *Linaria* – 4, *Linum* – 5, *Lithops* – 4, *Lonicera* – 16, *Lotus* – 3, *Lupinus* – 3, *Lycium* – 3, *Lysimachia* – 3, *Malva* – 4, *Matricaria* – 3, *Melilotus* – 3, *Muscari* – 5, *Nepeta* – 4, *Nicotiana* – 12, *Nigella* – 4, *Notocactus* – 6, *Onobrychis* – 4, *Ornithogalum* – 6, *Oxytropis* – 3, *Papaver* – 19, *Pelargonium* – 14, *Philadelphus* – 8, *Phlomis* – 3, *Physalis* – 6, *Phytolacca* – 7, *Plantago* – 10, *Plectranthus* – 4, *Poa* – 8, *Polemonium* – 6, *Polygonum* – 5, *Portulaca* – 5, *Potentilla* – 9, *Primula* – 10, *Protea* – 5, *Pyrethrum* – 5, *Quamoclit* – 4, *Ranunculus* – 3, *Rebutia* – 3, *Reseda* – 4, *Rhamnus* – 4, *Rheum* – 13, *Rhododendron* – 6, *Rhus* – 3, *Rumex* – 17, *Rupicapnos* – 3, *Ruschia* – 6, *Ruta* – 5, *Salvia* – 13, *Sanguisorba* – 3, *Saxifraga* – 5, *Scabiosa* – 7, *Sceletium* – 3, *Scorzonera* – 3, *Scrophularia* – 4, *Scutellaria* – 8, *Sedum* – 3, *Senecio* – 5, *Serratula* – 4, *Silene* – 20, *Solanum* – 4, *Sorbaria* – 3, *Spiraea* – 13, *Thalictrum* – 12, *Tragopogon* – 4, *Trifolium* – 12, *Urtica* – 3, *Valeriana* – 4, *Verbascum* – 3, *Verbena* – 4, *Veronica* – 7, *Vincetoxicum* – 3, *Viola* – 6 és még sok más.

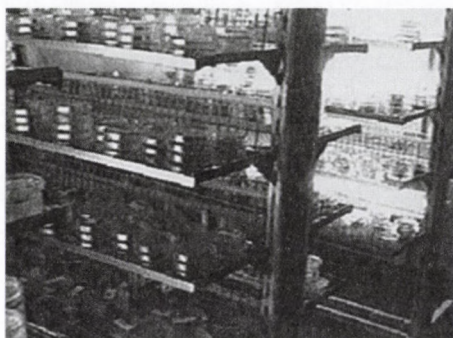
A kalluszkultúrával kapcsolatban indokolt kétirányú kutatásokat folytatni. 1. a gyógynövények hatóanyagainak nagyüzemi gyártása, például az élesztő gyártása. Ennek két előnye van: a) természetvédelmi – nem kell a természetben kiaknázni a gyógynövénykészletet; b) szennyezetlen és jó minőségű, esetleg még gazdagított hatóanyag/anyagok gyárthatók. 2. biotechnológiai módszer alkalmazásával – vissza lehet állítani *in situ* a ritka és kipusztuló állapotban levő növényi fajokat.

Ez irányban néhány fajjal szintén kísérleteztünk: az *Iris mandshurica* Meissn., a *Juno kopetdagensis* Vved. és a *Tulipa biflora* Donn. fajokkal. Az első – távol-keleti ritkaság, a második – a Kopet-dag heggyerinc endemikus növénye, és a harmadik – Ukrajna (Donyeck-i terület) – e faj elterjedésének szélső délkeleti pontja, szintén ritka és védett faj. Ezeket a fajokat kalluszkultúrába vontuk. A juno és a tulipán hagymás növények, de a két genus fajainak hagymái alakilag (morfológia) és működésileg, funkcionálisan egyaránt lényegesen különböznek egymástól. A juno föld alatti részein először megújulnak a vastag, táplálékot tároló gyökerek, majd a hagyma, és később, ősszel a vastag gyökereken képződnek a felszívó gyökerecskék. A tulipánnál a hagyma újul meg, és ősszel a hagyma tönkjén keletkeznek a felszívó gyökérkékek. Amikor elértük e fajoknál a hagyma, illetve rizóma keletkezését, még egy ideig konzervüvegekben neveltük táptalajon, és május elején ültettük földbe. Mind a három faj megfogant és tovább növekedett a talajban. A következő évben a nőszirmok és a juno virágoztak, és magot is hoztak (38–39. ábra). A tulipán tovább tengődött.

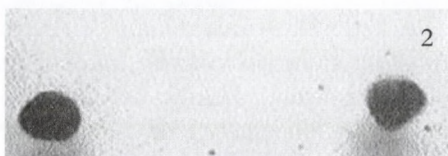
Ezek az eredmények biztatók a fajok *in situ* helyreállítására nézve különböző rendszertani csoportok és életformák számára. Látható, hogy a hagymás, rizómás fajok könnyen képeznek kalluszt, könnyen regenerálódnak, és nincsen sok probléma velük a mesterséges táptalajról a talajba való átültetésnél, mert könnyen megfogannak. Ilyen módszerrel még kevés mag esetén is könnyen helyreállítható a faj természetes populációja.

A növényhonosítás jövője

Európa meghonosított növényei, mint már láttuk, széles kultúrában – főként eleinte – a kolostori, majd idővel a botanikus kertekből kerültek ki. A 16. század közepéig a botanikus kertek száma csekély volt, és ebben az időben főként a helyi flóra fajait vonták kultúrába, eleinte csak a gyomnövényeket, részben dísz- és gyógynövényeket. Megpróbáltuk Ukrajnában összeírni azokat a növényeket, melyeket ma alkalmaznak a kertészetben,



1



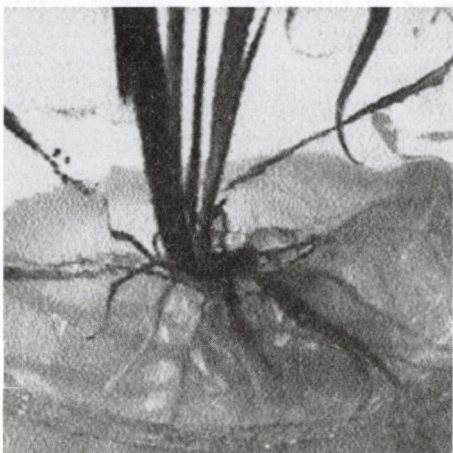
2



3



4

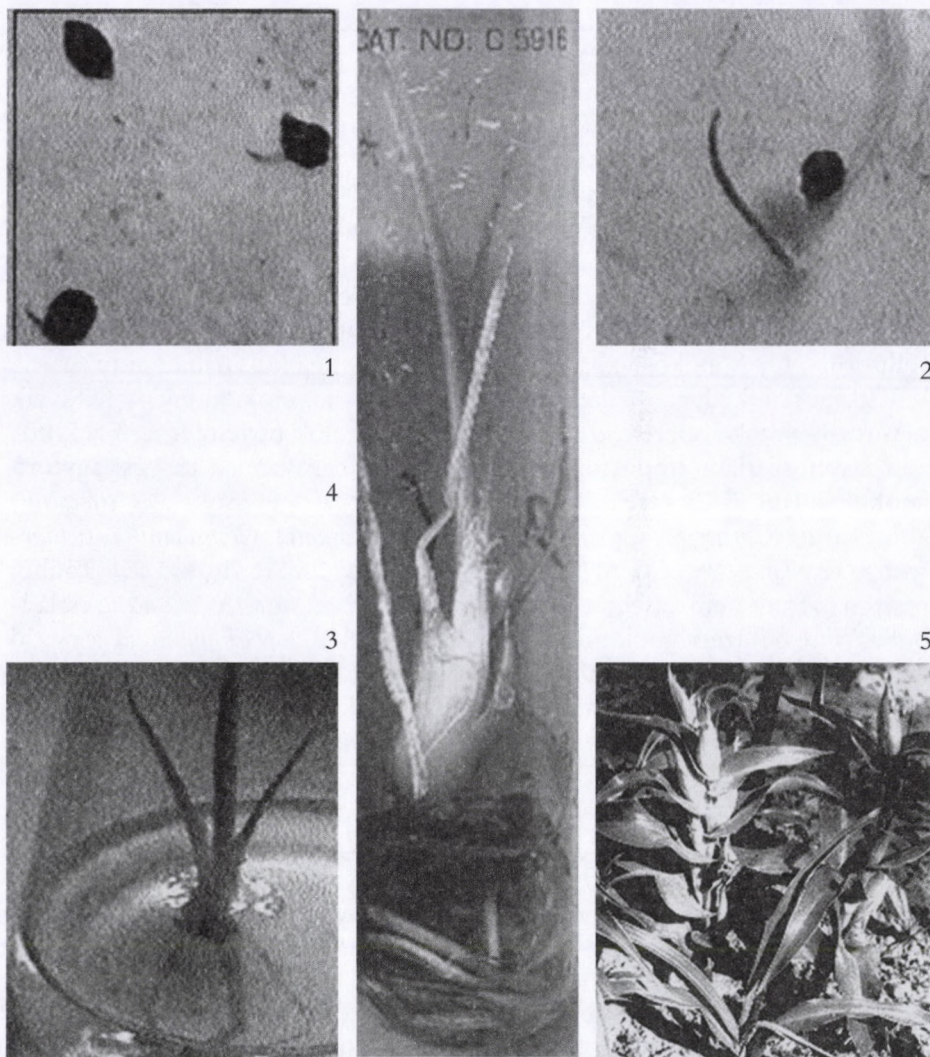


5



38. ábra. 1 – az egyik termálhelyiség részlete; 2 – az *Iris mandshurica* magvai tápanyagon; 3 – az *I. mandshurica* csíranövényei; 4 – *I. mandshurica* regenerált példányai; 5 – az *I. mandshuricának* április végére erőteljes gyökérzete fejlődik; 6 – az *I. mandshuricának* kiültetett példányai

bár ezek a számok korántsem teljesek. Tehát ott 50 fajt alkalmaznak, kb. 200 cserjét és több mint 400 lágyszárú növényfajt. Ezekből a számokból látni, hogy ma még alig használjuk ki a világflóra (kb. 250 000–350 000 faj) potenciális kincseit.



39. ábra. 1 – a *Juno kopetdagensis* csírázó magvai táptalajon; 2 – a *J. kopetdagensis* csíranövényei; 3 – a *J. kopetdagensis* háromlevelű, hagyma nélküli példánya; 4 – serkentett hagyma a *J. kopetdagensis*-en; 5 – a talajban megfogant és termést hozó példányok

A hajdani Szovjetunió botanikus kertjeiben az utóbbi években a világ dísznövényeinek honosításával foglalkoztak, új dísznövények nemesítésével, valamint új fajok telepítésével a különböző flórateületekről: Kárpátok, Krím félsziget, Kaukázus, Közép-Ázsia, Kazahsztán, Szibéria, Altaj, Távol-Kelet és egyéb területek.

Arról, hogy érdemes sokat ígérő új növényfajokat betelepíteni Ukrajna területeire (és nem csak Ukrajna területeire) a világflóra fajaiból, a következő példa jól tanúskodik. Azok a fajok például, amelyeknek magvai Észak-Amerika területeiről – Minnesota, Wisconsin, Wyoming államokból – származtak, túléltek az 1978-as kijevi telet (-32°C), így például a *Yucca glauca* Nutt., az *Opuntia polyacantha* Haw., az *Iris missouriensis* Nutt., a *Stipa comata* Trin., az *Acer glabrum* és még más fajok. Ami a *Yucca glabrát* illeti, erről a fajról tudjuk, hogy Délkelet-Amerikából származik, és a szubtrópusi övben termesztik. Ez a tény azt bizonyítja, hogy még sok fajt lehet/lehetne kultúrába vonni arid területekről. Szerintünk Amerika délkeleti sivatagaiból – Arizona, Texas, Kalifornia, Új-Mexikó – kb. 100 új fajt lehetne még kultúrába vonni.

Különösen kedvező kilátásúak a különféle taxonok, melyek felhívják nem csak a szakemberek, de a laikus virágkedvelők figyelmét is. Ezek között a rendszertani csoportok között szép számban vannak tél- és fagyűrő fajok, például a Cactaceae családból a következő genusok: *Ancistrocactus*, *Austrocactus*, *Carnegiea*, *Cereus*, *Coloradoa*, *Corinopuntia*, *Coryphantha*, *Echinocactus*, *Escobaria*, *Pediocactus*, *Pterocactus* és *Sclerocactus*. Az Agavaceae családból maga az *Agave* nemzetség, a *Dasyllirion* és a *Hesperoyucca*. A Yuccaceae családból a *Yucca* nemzetségnek mintegy 70 faja. Érdekeseke a Limnanthaceae család fajai, de nemcsak mint egynyári dísznövények (fehér, sárga, piros virágúak), hanem mint ízletes saláta-alapanyag (leveleit használják e célra). Mexikó flórájából érdekes gyógy- és dísznövények a *Chitonina* (Liliaceae) és a *Fagonia* (Zygophyllaceae) genusok fajai. Az Euphorbiaceae család több mint 300 genust és 8000 fajt tartalmaz, amelyek egy része értékes dísz- és gyógynövény (alkaloidát tartalmaznak). Szinten érdekesek a Loasaceae család képviselői: a *Mentzelia* nemzetség kb. 60 fajjal – dísznövények, melyeknek magvai dús keményítőtartalmúak (a helyi indiánok e növény magvait megőrlik, és lisztjéből kenyeret sütnek). A Solanaceae családból figyelemre méltó a *Physalis* genus, amely mintegy 80 fajt tartalmaz. A Dél-Amerikában elterjedt Acanthaceae család 346 genust és több mint 4300 fajt tartalmaz.

Délkelet-Ázsia területéről érdemes megemlíteni a *Daphniphyllaceae* családot, amelynek fajai olajat és alkaloidokat tartalmaznak. Ezek az alkaloidok a szívizom bénulását okozzák. A Távol-Keleten e család fajait gyakran alkalmazzák a népi gyógyászatban.

Dél-Afrika flórája máig sem veszítette el jelentőségét mint gazdag fejlődési centrum. A *Babiana* genus (*Iridaceae*) kb. 63 fajt tartalmaz; a *Freesia* – több mint 10; a *Moraea* – kb. 110, a *Romulea* – 80; a *Tritonia* – 28; a *Watsonia* – 50 fajt.

Nyugat-Afrikából a nőszirm (*Iridaceae*) családból meg érdemes megemlíteni a *Homeria* genust kb. 31 fajjal.

A trópusi Afrikában az *Iridaceae* családból még figyelmet érdemel az *Acidanthera* genus több mint 40, az *Antholyza* és a *Gladiolus* több mint 180 fajjal és több száz hibriddel.

A Földközi-tenger vidékéről az *Iridaceae* családból a *Crocus* genus kb. 80, a *Juno* genus kb. 40 fajt tartalmaz.

A fentebb említett példák rámutatnak a további új haszonnövények felkutatásának szükségére és áttelepítésére, különösen arid területekről, annál is inkább, mert nemcsak Európa, hanem az egész világ éghajlata is aszályosodik – a szakértők állítás szerint. Ezért nekünk már most gondoskodnunk kell a xerotherm növények kultúrába vonásáról.

A tudomány fejlődésével új technológiák keletkeznek, mint például a biotechnológia. Ennek következtében az utóbbi időben némileg változott a növényhonosítás elmélete és módszerei is. Ma már nem fontos figyelembe venni a környezet jellegeit (időjárás, talajtípus stb.) a faj elterjedésének területén, sőt az új területen sem, ahová áttelepítették azt a bizonyos fajt, hanem csak a faj, illetve a fajta biológiai jellegzetességeit. Napjainkban már lehet létesíteni növénygyűjteményeket a faj földrajzi elterjedésén túl *ex situ*, és nem a szabad természetben, hanem *in vitro* – szövetkultúrában, magbankban, hosszú távú tárolással. Ilyen módszerrel meg lehet védeni a növényvilág sokféleségét Petri-csészében. Ez egy új irányzat a növényhonosítás területén, és úgy gondolom, hogy ennek az irányzatnak nagy jövője ígérkezik.

Az lenne az ideális, hogy ha a fajt monografikusan tanulmányoznánk, erre ajánlanék egy általános vázlatot:

1. A faj elnevezése – nomenklatúra (társnevek);
2. Alaktan: külső, belső;
3. A faj helye a növényrendszerben;
4. A faj fejlődéstani adatai;
5. A faj ökológiai tulajdonságai;
6. A faj elterjedése – növényföldrajz;
7. A faj életformája/formái – bioforma;
8. A faj cönológiai tulajdonságai (ez fontos a mesterséges flóraterületek létesítésénél);
9. A kromoszóma száma, topográfiája, aberrációk;
10. A faj egyedfejlődési menete (ciklusa): ontogenetikai morfogenezis, az ivaros és ivartalan szervek morfogenezise, a monokarpikus hajtás morfogenezise stb.;
11. A cönopopuláció (spontán és mesterséges) korcsoportjai, ennek összehasonlítása *in situ* és *ex situ*;
12. A faj évszak szerinti fejlődési ritmusa;
13. A faj biológiai termékenység (ivaros és ivartalan);
14. A faj

szaporodási hajlama (ivaros, ivartalan), a magok elszórásának módja (disszemináció); 15. A konszortív kapcsolatok (*Psephellus dealbata* (Asteraceae) és a gyökerein élősködő *Phelipaea coccinea* Poir. (Orobanchaceae); 16. A faj biokémiai tartalma; 17. A faj védelmének státusa (osztályozása); 18. A faj gazdasági jelentősége; 19. A honosítási adatok; 20. A faj eredete (területi, időbeli).

Érthető, hogy a növekedés és a fejlődés során a növény és szerveinek struktúrája (szerkezete és felépítése) állandóan változik, például a levelek elhelyezkedése, a levél alakja, a föld alatti és föld feletti szervek elágazásainak jellegei, a hajtás fejlődésének típusa, a virágzat típusa, a különböző szervek vegyi tartalma, az élet folyamata: légzés, kipárolgás, táplálkozás, fotoszintézis stb.

Manapság a növények morfofiziológiai, biokémiai és biológiai kutatásoknak vannak alávetve, és ezek mind a fejlődés megértésére vannak irányozva, de közben sok elméleti és gyakorlati tapasztalattal is szolgálnak. Az egyedfejlődés tanulmányozása is a legfontosabb problémára van irányítva – a fejlődésen keresztül a növények potenciális és reális produktivitásának feltárására.

Összegezve a fentebb elmondottakat, leszögezhetjük, hogy a növényhonosítás szorosan kapcsolódik a flóra/flórák történelméhez, a klimatológiához, a botanikai alapkutatáshoz [morfológiai, anatómiai, ökológiai, biológiai (fejlődés, ritmus, produkció, ellenállás, tűrés stb.)], a földrajz, a társulástan, a rendszertan, a származástan, a növényvilág *ex situ* védelme, a táj és a környezet javítása stb. tudományaihoz. A növényhonosítás a botanikai tudománynak olyan szintetikus ágazata, amelynek nem csak elméleti, de igen nagy gyakorlati jelentősége is volt a múltban, van a jelenben, és egyre nagyobb fontossága lesz a jövőben.

Irodalom

- Andrejev, G. N.: Oszobennosztyi roszt i razvityija szrednyeaziatszkih odnoletnyikov v uszlovijah Szubarkтики. *Izv. AN TSZSZR, szer. biol. nauk*, 1963, 4. 36–41.
- Andrejev, G. N.: Rasztyenyija prirodnoj flori SZSZSZR v uszlovijah kulturi na Kolyszkom poluosztrove. V kn.: *Botanyicseskije iszlyedovanyija za Polyarnim krugom*. Apatyito. Izd. Kolyszkoho filiala AN SZSZSZR, 1969, 3–15.
- Avrorin, A. N.: Geograficseskaja zakonomernosztj introdukcijj rasztyenij v Polyarnom botanicseszkom szadu. *Dokl. AN SZSZSZR*, 1947, t. IV, N 5. 449.
- Avrorin, A. N.: Pereszelenyje rasztyenij na Polyarnij Szever (ekologo-geograficseszkij analiz). M.-L.: *Izd-vo AN SZSZSZR*, 1956, 286.
- Balasova, E. N., Zsitomirszkaja, O. M., Szemjenova, O. A.: Klimatyicseszkje opiszanije reszpublik Szrednyej Aziji. L.: *Gidrometeoizdat*, 1960, 242.
- Baziljevskaja, N. A.: Teorija i metodi introdukcijj rasztyenij. M., *Izd-vo MGU*, 1964, 131.

- Belolipov, I. V.: Fenologija i bioekologicseskije oszobennosztyi nyekatorih rasztyenij szem. Labiatæ dikorasztuscsej flori Szrednej Aziji, introducirovannyye v uszloviojah Taskenta. V kn.: *Introdukciya i akklimatizaciya rasztyenij*. Taskent, FAN UZSZSZR, 1974, vip. 11, 16–31.
- Bikov, B. A.: Areali nyekatorih endemov Kazahsztana. V kn.: *Bot. mater. Gerb*. In-ta botaniki AN KazSZSZR, szer. Biolog., 1967, N 1.
- Borhidi Attila: *Növényvilág az Egyenlítőtől a Sarkokig*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 1968, 218 o.
- Borhidi A.: *Kubában térképeztünk*. Budapest, Gondolat, 1974.
- Borhidi A.: *A zárvatermők fejlődéstörténeti rendszertana*. Budapest, Tankönyvkiadó, 1995.
- Bucsinszkij, I. E. (1960): Klimát Ukrajini. – L.: *Gidrometeoizdat*. 130 sz.
- Charkevics, Sz. Sz.: *Poleznije rasztyenyija prirodnoj flori Kavkaza i ih introdukciya na Ukrainye*. Kiev, Nauk. dumka, 1966.
- De Candolle (1853): *Origine et patrie Céréales en général et du blé ou froment en particulier. – Cultivateur genevois*.
- De Candolle (1883): *Origine des plantes cultivées*. 372 p.
- Ginkuly, Sz. G.: Introdukciya i naturalizaciya rasztyenij vo vlazsnyh szubtropikah SZSZSZR. *Izd-vo Batumszsk. szubtrop. szada.*, 1936, vip. 1, 3–44.
- Ginkuly, Sz. G.: Itogi introdukciiji rasztyenyij v Batumszskom botanicseszkom szadu (1912–1913). *Izv. Batumszsk. szubtrop. szada*, 1940, 5.
- Gladisev, V. N., Scserbuhin, V. D., Afanaszjev, I.: Vlijanyije gljukomannanov na lipidnyij obmen tkanyi pecsenyi pri regeneracii. *Zboljenanyija pecsenyi i zselcsevivogyascsih putyej u gyetyej*. (Tr. MONIKI im. Vlagyimirovskoho.) 1980, 29, 109–112.
- Golovkin, B. N.: Pereszelenyije trávjaniszti mnogolyetnyikov ná Poljarnij Szever. *Ekologo-morfologicseskij analiz*. –L. *Nauka*, 1973, 266 sz.
- Gurszkij, A. V.: *Osznovnyije itogi introdukciiji drevesznyih rasztyenij v SZSZSZR*. M.–L., Izd-vo AN SZSZSZR, 1957.
- Humboldt, A.: *Ideen zu einer Geographie der Pflanzen*. 1805.
- Index Kewensis* on CD. Oxford University Press, 1993, 6550 MB.
- IUCN Plant Red Data Book*. Szerk.: Lucas, G. L.–Singe, H. 1978.
- Kern, E. E.: Areali raszprosztranyenyija vazsnyesih ekzotov i rezuljtati ih naturalizacii. *Tr. po prikl. bot. genet.* I szel, 1925, XV, 5.
- Kern, E. E.: *Vazsnyesije inozemnnije drevesznije porodi, prigodnije dlja razvegyenyija v SZSZSZR*. L., Izd-vo VIRa, 1934.
- Kormicilin (1969): Geneticseszkije rodstvo flor kák osznová podborá drevesznih rasztyenyij dlyá ih introdukciiji i szelekciiji. – V Kn.: *Szelekcijá kosztocskovih I szubtropicseszkijh plodovih, dekoratívnyih, cvetocsnih I efiromászlicsnih kulytur*. Szimferopoly. – 269 sz.
- Kozo-Poljanszkij (1921): Szimbiogenezisz v evolucii rasztyityelyenovó mirá. *Vesztn. op. delá. Szr.-Csernozemn. obl.*, N° 4.
- Köppen, F.: *Die Klimate der Erde*. Berlin und Leipzig, 1923.
- Krjukova, I. B., Lux, J. A., Privalova, L. A.: *Zapovednije rasztyenyija Kríma*. Szimferopolj. Tavrija, 1980.

- Kuljtjaszov, M. V.: Ekologo-isztoriceszkij metod v introdukciji rasztyenyij. *Bjull. Gl. botan. szada AN SZSZSZR*, 1953, vip. 15, 24–39.
- Kuljtjaszov, M. V.: Organizacija iszlyedovatyelyszkih rabot v sziszyeme AN SZSZSZR po ekologo-isztoriceszskomu analizu flor Kavkaza, Szrednyej Aziji i Daljnyeho Vosztoka v celjah introdukciji. *Tr. Bot. In-ta im V. L. Komarova*, 1957, vip. 5, szerija VI. 107–110.
- Lapin, P. I.: *Putyi ohrani i obogascsenyija rasztyityeljnosztyi*. M., Znanyije, 1978.
- Lapin, P. I., Rjabovav N. V.: Nyekotorije problemi praktiki introdukciji drevesnyih rasztyenyij v botanyicseszkih szdah. V kn.: *Isszlyedovanyije drevesnyih rasztyenyij pri introdukciji*, Iz-vo Nauka, M., 1982, 5–29.
- Mabberley, D. J.: *The Plant-book*. Cambridge University Press, 1990.
- Maljejev, V. P.: *Teoretyicseszkiye oszнови akklimatizaciji*. L.: Gosz. izd-vo kolhozn. i szovhozn. literaturi. 1933.
- Matolcsi János: *A háziállatok eredete*. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 1975.
- Mayr, H.: *Die Naturgesetzelichen Grundlagen des Waldbaums*. Berlin, Fareg, 1909.
- Murzajev, E. M. (1960): Szrednyájá Ázijá (fiziko-geográfcieszkjá háarakterisztká). *Izd-vo AN SzSzSZR*, M.
- Nyecsajeva, N. T., Vasziljevskaja, V. K., Antonova, K. T.: *Zsiznnyenoje formi rasztyenyij pusztyinyi Karakumi*. M.: Nauka, 1973.
- Pavari, A.: *Studio preliminare sulla coltura, di specie forestali esotiche in Italia*. Firenze, 1916 (Tip. M. Ricci)
- Ponomarjova, O. N.: K izucsenyiju eremuruszov kak isztocsnyikov emuljgirijuscsh vescsesztv. *Bjull. Gl. Botan. Szada AN SZSZSZR*, 1955, vip 20, 511–512.
- Popov, M. G. (1927): Geográfo-morfologicseszki metod szisztemátiki I gibrizációnije processzi v prirode. *Tr. prikl. botán. I szelekc.*, L. t. XVII, vip. I, 221–290. sz.
- Priszter Sz.: *Növényneveink*. Mezőgazda Kiadó, Budapest, 1998.
- Raunkiaer, C.: *Livsformernes Statistik som Grunlag for Biologick Plantegeografi*. *Bot. Tidskr.*, Bd., 1908, XXIX.
- Regel, E. L. (1860): Ob akklimátizáciji rásztyenyij. *Vesztn. Rosz.ob-vá szádovodsztvá*, Szpb.
- Rotov, R. A.: *Biolodo-morfologicseszkiye oszobennosztyi mnogolyetnijih pusztyinnih rasztyenyij (v priroge i opitye introdukciji)*. M.: Nauka, 1969.
- Rubcov, N. I.: O rodovom endemizme flori Szrednyej Aziji. V kn.: *Botanyicseszkiye materialy gerbarija Insztituta botaniki AN KAZSZSZR*, Alma-Ata, iz-vo Nauka, 1964, vip. 2.
- Ruszanov, F. N.: Novije metodi introdukciji rasztyenyij. *Bjull. Gl. botan. szada AN SZSZSZR*, 1950, 27–36.
- Ruszanov, F. N.: Osznovnije ponyatyija ob introdukciji rasztyenyij i jejo nyekotorih metodah. *Tr. bot. szada AN UZSZSZR*, 1954, t. 4., 25–34.
- Scserbuhin, V. D., Koreskova, G. V., Pogogyina, V. V.: Ingibicija virusza japonszkoho encefalita poliszaharidami, szogyerzsascsimi koncevju D-mannozu. *Aktualnije problemi viruszologii i profilaktiki virusznih zaboljevanyij*. M., 1972, 187–188.
- Strohmeyer, F.: *Commentacio inangularis sistems historiae vegetabilium geographicae specimen*. Göttingen, 1800.

- Szeljanyinov, G. T.: Klimatycseszkije analogi Csernomorszkocho poberezsja Kavkaza. *Tr. po prikl. Bot., genet. i szel.*, 1928–1929, t. 21., 53–64.
- Szikura, J. J.: *Prirodnaja flora Szredneyej Aziji – isztocsnik introdukciji rasztyenyij na Ukrainye*. Kiev, Naukova dumka, 1975.
- Szikura, J. J.: *Dekorativnyi eremuri ta jih kuljtura na Ukraini*. Vi-vo Naukova dumka, Kiev, 1971.
- Szikura, J. J.: *Pereszelenyije rasztyenyij prirodnoj flori Szredneyej Aziji na Ukrainu (itigi introdukciji)*. Kiev, Nauk. dumka, 1982.
- Szikura, J. J., Afanaszjeva, E. M., Vlaszenko, E. J., Alforova, Z. P., Scserbuhin, V. D.: Eremuruszi v kuljtur: Biologija i szvojsztva vodorasztvorimih gljukomannanov korney v zaviszimosztyi ot geografiji proiszhozsgyenyija i vozraszta. *Introdukcija i akklimatizacija rasztyenyij*, 1991, vip. 13, 43–49.
- Szikura, J. (1993): Ontogenez i zsznyennosty v introdukcionnoj populaciji relikta flori Ukrájini *Gymnospermium odessanum* (DC.) Takht., Kiev.
- Szikura, J., Szikura A. J. (2000): Bank naszinnyá Insztitutu Klitinnoji Biologiji tá Geneticsnoji Inzseneriji NAN Ukrájini. Náukovij visznik Uzgorodszkocho derzsávnoho universztetu Szerijá: *Biologija*, N° 8, sz. 53–55.
- Szokolov, Sz. J.: Szovremennoje szosztjanyije teoriji akklimatizaciji i introdukciji rasztyenyij. V kn.: *Introdukcija rasztyenyij i zeljonoje sztrojiteljsztvo*. Tr. BIN AN SZSZSZZR, Szer. VI, vip. V, M.-L., izd-vo AN SZSZSZZR, 1957, 9–32.
- Sztepanyenko, B. N., Afanaszjeva, E. M., Bakszova, P. A.: O himicseszkoj prirogye eremurana – novoho poliszaharida iz korney *Eremurus regelii*. *Biohimija*, 1958, 23, N 5, 713–720.
- Sztepanyenko, B. N., Ponomarjova, O. N., Afanaszjev, E. M., Baszova, R. A.: Ob eremuranye – novom poliszaharigye iz korney *Eremurus regelii*. *Dokl. AN SZSZSZZR*, 1956, t. III, N 3, 652–655.
- Vavilov, N. I.: *Izbrannije trudi: v 2-h t. I–II*. L.: Nauka, 1966.
- Walter, H., Lieth H. (szerk.) (1964–1968): *Klimadiagramm–Weltatlas*. Fischer Verlag, Stuttgart–Jena.
- Wintergoller, B. A.: *Redkije rasztyenyija Kazahsztana*. Alma-Ata, Nauka KazSZSZZR, 1976.
- Wulff E. V. (1932): Vedenyije v isztorieseszkuju geografiju rasztyenyij. *Szeljhozizdat*, 347 sz.
- Zsukovszkij, P. M.: *Mirovoj genofond kulturnih rasztyenij. Megacentri i endemicseszkiye mikrocenri*. L.: Nauka, 1970.
- Zsukovszkij, P. M.: *Mirovoj genofond rasztyenyij dlja szelekcciji. Megagencentri i endemicseszkiye mikrogencentri*. L.: Nauka, 1970.

AKADÉMIAI MŰHELY

AKADÉMIAI MŰHELY

TUDOMÁNY MAGYARORSZÁGON 1996

ORSZÁGGYŰLÉSI JELENTÉS



AKADÉMIAI MŰHELY

EMLÉKBESZÉDEK 1998



AKADÉMIAI MŰHELY

KÖZGYŰLÉSI ELŐADÁSOK 1998



AKADÉMIAI MŰHELY

KÖZGYŰLÉSI ELŐADÁSOK 1998



AKADÉMIAI MŰHELY

SZÉKFOGLAGLÓK 1995-1998



AKADÉMIAI MŰHELY

TUDOMÁNY MAGYARORSZÁGON 1998 ORSZÁGGYŰLÉSI JELENTÉS

